

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ГРИБОВ РОССИИ

КЛАСС
ООМYCETES
Вып. 2

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ БОТАНИКИ
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ В Л КОМАРОВА

ACADEMIA SCIENTIARUM ROSSICA
CONSILIUM SCIENTIFICUM
AD PROBLEMATATA BOTANICA DESTINATUM
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V L KOMAROVII

DEFINITORIUM FUNGORUM ROSSIAE

CLASSIS OOMYCETES

Fasc. 2

K. A. PYSTINA

GENUS PYTHIUM PRINGSH.

Redactor responsabilis

V. A. MELNIK



**PETROPOLI
«NAUKA»
MCMXCVII**

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ГРИБОВ РОССИИ

КЛАСС ООМИЦЕТЫ

Вып. 2

К. А. ПЫСТИНА

РОД RUTHIUM PRINGSN.

Ответственный редактор

В. А. МЕЛЬНИК



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

«НАУКА»

1998

УДК 582:001.4:281.1(47+57)

ББК 28.591

П 95

Пыстина К. А. Род *Pythium* Pringsh. — СПб.: Наука, 1998. — 126 с. (Определитель грибов России: Класс Оомицеты; Вып. 2).

ISBN 5-02-026072-X (вып. 2)

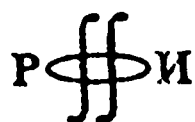
ISBN 5-02-026625-6

Выпуск включает материалы о 160 видах и внутривидовых таксонах рода *Pythium*. В работе изложены основные сведения о морфологии, экологии и истории изучения рода, а также методы обнаружения, выделения и культивирования представителей разных экологических ниш. Все виды (за исключением нескольких, диагнозы которых остались недоступными) представлены развернутыми описаниями и полной синонимикой. Для видов, обнаруженных на территории России, приведены определительная таблица и подробные сведения по экологии и географическому распространению. Даны также примечания по таксономии и ссылки на литературу с указанием, какие вопросы биологии, физиологии, ультраструктуры и т. д. в ней освещены. Описания всех видов, найденных в России, сопровождаются иллюстративным материалом. Библиогр. 322 назв. Ил. 1 + I—XXI. Табл. 2.

Рецензенты:

М. М. ЛЕВИТИН, Н. С. НОВОТЕЛЬНОВА

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований по проектам
№ 95-04-11790а, № 98-04-62163 и Службы сельскохозяйственных
исследований Министерства сельского хозяйства США
(Agricultural Research Service, U. S. Department of Agriculture)*



© К. А. Пыстина, 1998

© Российская академия наук и издательство «Наука»,
серия «Определитель грибов России»
(разработка, составление, оформление),
1986 (год основания), 1998

ТП-98-II-№ 269

ISBN 5-02-026072-X (вып. 2)

ISBN 5-02-026625-6

ВВЕДЕНИЕ

Род *Pythium* Pringsh. — один из крупных родов среди оомицетов. По образу жизни и морфологии представители этого рода имеют сходные черты с грибами порядков *Saprolegniales*, *Leptomitales*, *Lagenidiales* и *Peronosporales*. Эволюция этих организмов шла, с одной стороны, в направлении приспособления к условиям водной среды, а с другой — к условиям наземного существования. Виды рода *Pythium*, ведущие сапротрофный и паразитный образ жизни в водных и наземных условиях, представляют интерес с точки зрения их эколого-географического распространения, особенностей морфологии и биологии. Питиевые грибы, обнаруживающие некоторые общие признаки с представителями различных семейств оомицетов, могут рассматриваться в качестве одного из связующих звеньев в группе низших грибов.

Виды рода *Pythium* широко распространены на всех континентах земного шара. Многие представители причиняют большой вред сельскому, лесному хозяйствам и цветоводству, вызывая полегание и гибель растений в природе, парниках, теплицах и оранжереях, а также гниль семян хвойных и лиственных пород в питомниках. Ущерб, наносимый хозяйствам грибами рода *Pythium*, часто значителен. Высокая вредность грибов этого рода требует защиты от них культурных растений, что в свою очередь нуждается в изучении биологии представителей рода, их выживаемости в разных условиях существования, особенностей распространения. Так как питиевые грибы — довольно опасные патогены, то ими интересуются во многих странах мира. Относительно рода в целом и отдельных видов (преимущественно патогенных и широко распространенных) имеется многочисленная литература. В «Определителе» использованы некоторые литературные источники, касающиеся систематики, морфологии, биологии и экологии главным образом тех видов, которые обнаружены на территории России. Вопросы фитопатологии в работе не рассматриваются.

СОКРАЩЕНИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ НАЗВАНИЙ, ПРИНЯТЫХ ПРИ УКАЗАНИИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВИДОВ

Азиат. ч.	—	Азиатская часть
Европ. ч.	—	Европейская часть
Сев. Америка	—	Северная Америка
Центр. Америка	—	Центральная Америка
Юж. Америка	—	Южная Америка
Краснодар.	—	Краснодарский край
Курск.	—	Курская обл.
Лен.	—	Ленинградская обл.
Моск.	—	Московская обл.
Мурманск.	—	Мурманская обл.
Смоленск.	—	Смоленская обл.
Дальн. Восток	—	Дальний Восток
Примор.	—	Приморский край

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ ФАМИЛИЙ АВТОРОВ, УКАЗАННЫХ ПРИ ТАКСОНАХ

Berk.	—	Berkeley M. J.
d By.	—	de Bary A.
Drechs.	—	Drechsler Ch.
Mont.	—	Montagne J. P. F. C.
Oudem.	—	Oudemans C. A. J. A.
Pers.	—	Persoon Ch. H.
Pringsh.	—	Pringsheim N.
Racib.	—	Raciborski M.
Ramsb.	—	Ramsbottom J.
Sacc.	—	Saccardo P. A.
Schroet.	—	Schroeter J.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ИСТОРИЧЕСКИЕ СВЕДЕНИЯ ПО СИСТЕМАТИКЕ РОДА *Pythium*

Род *Pythium* установлен в 1858 году Прингсгеймом (Pringsheim, 1858) на основе двух описанных им водных оомицетов: *Pythium monospermum* и *P. entophyton*; последний позже был перенесен в род *Lagenidium* Schenk (Zopf, 1890). Прингсгейм, основываясь на характере бесполой и половой стадий, отнес род *Pythium* к сем. *Saprolegniaceae* Pringsh. Такую точку зрения поддержали и другие ученые (Cornu, 1872; Berlese, de Toni, 1888). Позже взгляды на положение рода в системе грибов менялись. Де Бари (De Bary, 1881) на основе сходства рода *Pythium* с родами сем. *Peronosporaceae* d By. перенес его в это семейство, с чем согласились некоторые исследователи (Zopf, 1890; Fischer, 1892). Шретер (Schroeter, 1897) установил сем. *Pythiaceae*, но поместил его в пор. *Saprolegniales*, что также нашло поддержку у ряда авторов (Ячевский, 1913; Sideris, 1929, 1930). Сем. *Pythiaceae* поднимали некоторые ученые до ранга порядка *Pythiales* (Fitzpatrick, 1923; Wolf, Wolf, 1947; Moreau, 1953) или считали его подсем. *Pythieae* в сем. *Peronosporaceae* (Gaeumann, 1926; Săvulescu, Săvulescu, 1963). В настоящее время род *Pythium* рассматривается в сем. *Pythiaceae* пор. *Peronosporales*.

При изучении экологии и морфобиологических признаков видов *Pythium* было установлено, что род чрезвычайно разнообразен по составу. Многие исследователи низших грибов пытались разобраться в систематике этого рода.

Первую попытку систематизировать представителей рода делает Фишер (Fischer, 1892). Основным признаком он считает форму спорангия и на его основе выделяет 3 подрода: *Aphragmium* — спорангий нитевидный, не отделенный от вегетативной гифы перегородкой; *Nematosporangium* — спорангий нитевидный, отделенный от вегетативной гифы перегородкой; *Sphaerosporangium* — спорангий сферический. Последний подрод автор делит на две секции: *Ortosporangium* — прорастание спорангия только зооспорами и *Metasporangium* — спорангии прорастают или зооспорами, или ростковой трубкой.

Шретер (Schroeter, 1897) все описанные в роде *Pythium* виды подразделяет на 2 самостоятельных рода. Род *Nematosporangium* объединяет виды с нитевидными спорангиями и делится на 2 подрода — *Eunematosporangium* и *Aphragmium*, которые характеризуются наличием или отсутствием перегородки, отделяющей спорангий от вегетативной

гифы. Род *Pythium* ограничен видами со сферическими спорангиями и включает 2 подрода, разделяющиеся по признаку строения оболочки оогония: *Eupythium* — гладкая, *Artotrogus* — шиповатая.

Сидерис (Sideris, 1931, 1932), развив ранее высказанные взгляды (Sideris, 1929, 1930), предлагает новую систему. В роде *Pythium* он объединяет виды только со сферическими спорангиями и делит его на 2 трибы: *Platyphalla* — виды с мешковидными антеридиями и *Stenophalla* — с булабовидными. Каждая триба включает 2 секции: *Plerospora* и *Aplerospora*, виды в которых различаются по положению ооспоры в оогонии. Секции делятся на 3 подсекции: *Leiospora* — виды с гладкой оболочкой оогония, *Acanthospora* — с шиповатой и *Polymorphospora* — включает виды с гладкой и шиповатой оболочкой оогония (у автора написано «оболочка ооспоры», но по ссылкам на виды и подписям к рисункам видно, что речь идет об оболочке оогония). Виды с нитевидными спорангиями Сидерис выделяет в род *Nematosporangium*, который делит на 2 секции: *Polyandra* и *Oligandra* — по количеству антеридиев у оогония. Первая секция состоит из 3 подсекций, виды в которых объединены по времени созревания органов полового размножения, а вторая — на 2 подсекции, виды в которых отличаются способом прорастания спорангиев.

Сперроу (Sparrow, 1931) подвергает критике систему Сидериса и предлагает новый вариант, в котором все описанные питиевые грибы разделяются на 3 рода. Автор считает, что поскольку название *Pythium* было дано Прингсгеймом впервые для организмов с нитевидными спорангиями, род *Pythium* должен включать представителей именно с этим признаком, а виды с утолщенными, лопастными, мешковидными спорангиями следует объединить в род *Rheosporangium*, предложенный еще в 1915 г. Идсоном (Edson, 1915). Кроме того, Сперроу предлагает виды со сферическими спорангиями объединить с видами рода *Phytophthora* d By. в новый род *Sphaerosporangium*. В своих последующих работах автор не возвращался к этой точке зрения, а питиевые и фитифторовые грибы рассматривал как представителей самостоятельных родов.

Среди отечественных публикаций по систематике рода *Pythium* можно назвать докторскую диссертацию Д. Л. Тверского (1955) и работу К. А. Пыстиной (1975). Авторы выделяют в роде *Pythium* 3 подрода по признаку формы спорангия; в первой из названных работ — *Nematosporangium*, *Incrassatosporangium* и *Sphaerosporangium*, во второй — *Pythium*, *Rheosporangium* и *Sphaerosporangium*. Выделение секций и подсекций основано на следующих признаках: структура оболочки оогония (гладкая, шиповатая) и положение ооспоры в оогонии (плеротическое, аплеротическое).

Все рассматриваемые выше системы не могут быть приняты по той или иной причине (в основу классификации положен несуществующий или нестабильный признак, не соблюдены правила ботанической номенклатуры и т. д.).

В ряде монографий по роду *Pythium* (Matthews, 1931; Middleton, 1943; Waterhouse, 1967, 1969; Plaats-Niterink, 1981; Yu, Ma, 1989) сохраняется общее родовое название — *Pythium*, а *Nematosporangium*,

Rheosporangium и др. если и упоминаются, то лишь как синонимы соответствующих видов рода *Pythium*.

Попытки выяснить естественную систему рода продолжаются и в настоящее время. Морфолого-биологические и экологические признаки оказываются недостаточными для построения убедительной схемы филогении рода, поэтому привлекаются данные физиологии и особенно генетики. Основываясь на данных серологических взаимоотношений некоторых питиевых грибов (Krywienczyk, Dorworth, 1980), были выделены группы близких видов, например *P. coloratum* и *P. dissotocum*; *P. irregulare*, *P. mamillatum*, *P. sylvaticum* и *P. ultimum* и т. д. Некоторые виды оказались стоящими особняком (например, *P. pyrilobum*). Если за основу построения системы берут другие признаки, то по-другому выглядит и система рода. Пока многими исследователями единогласно утверждается лишь тот факт, что гетероталлические виды не представляют единую филогенетическую группу (Belkhiri, Dick, 1988; Martin, Kistler, 1990; Chen, 1992; Briard et al., 1995). Возможно, компьютерная обработка большого числа признаков по всем исследованным видам позволит выяснить естественную систему рода *Pythium*.

СПОСОБЫ ОБНАРУЖЕНИЯ, ВЫДЕЛЕНИЯ И КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

Способы обнаружения и выделения представителей рода *Pythium* из природных местообитаний различны. Водные формы вылавливают на приманки, которые помещают в водоем или в бьюксы с исследуемой водой. Лучшей приманкой служат простерилизованные семена конопли или муравьиные коконы. Чтобы ограничить развитие бактерий, воду в бьюксах слегка подкисляют лимонной кислотой и добавляют антибиотик (лучше стрептомицин). После микроскопирования и обнаружения на приманке гриба из рода *Pythium* кончики гиф последнего переносят в новые бьюксы со стерильной водопроводной водой или на твердые среды, используя неоднократные пассажи. Подобная методика для выделения водных оомицетов описана многими исследователями (Butler, 1907; Dissmann, 1927; Наумов, 1937; Sparrow, 1960; Plaats-Niterink, 1968; Пыстина, 1973а; Литвинов, Дудка, 1975; Abdelzaher et al., 1994с, и др.). Для максимально полного выявления морских оомицетов, в частности *P. grandisporangium*, распространенного на листовом опаде в воде, можно использовать облучение этого опада ультрафиолетовым светом. Такое облучение вызывает индукцию образования спорангиев (Newell, Fell, 1982).

При обнаружении и выделении питиевых грибов из почвы применяют разнообразные методики. Можно использовать капиллярные приспособления Перфильева-Габэ (Пыстина, 1973а). Капилляры, закрепленные на стеклянной пластинке, заполняют агаризированной вытяжкой семян конопли и помещают в почву на глубину около 5 см. Через 2—3 сут пластинки вынимают, поверхность очищают от приставших частиц и содержимое капилляров просматривают под микроскопом. Эта методика очень удобна для обнаружения питиевых грибов в почве, так

как является простой и быстрой по выполнению, но для выделения гриба в культуру она непригодна, так как в капиллярах развиваются сапротрофные микроорганизмы, освободиться от которых в этом случае практически не удастся. Н. А. Наумов (1937) рекомендует небольшие комочки исследуемой почвы (0.5—1.0 г) помещать в широкую и плоскую посуду, добавляя туда стерильной воды столько, чтобы над почвой был слой ее в 1 см высотой. На поверхность воды помещают приманки, воду подкисляют. Через 24 часа приманки переносят в сосуды со стерильной водой, где оставляют до появления роста и спороношения изолируемых грибов. Многие виды *Pythium* удается с успехом выделять при рассеивании измельченной почвы непосредственно на селективную среду (Mircetich, Kraft, 1973) или водный агар в чашки Петри. Можно использовать водный агар с измельченными частями растения (растение стерилизуют посредством фумигации), для которого *Pythium* является патогеном. Хороший результат получается при помещении измельченной почвы под слой водного агара или при смешивании исследуемой почвы (около 10 мг на чашку Петри) с теплой агаровой средой, селективной для питиевых грибов. Робертсон (Robertson, 1975) предлагает использовать бумажные диски около 4 см диам., вырезанные из хроматографической бумаги-ватмана № 3. После выдерживания дисков в течение 2—3 мин в растворе, содержащем 10 ppm пимарицина, их высушивают и кладут на отверстия 2.5 см диам., вырезанные из алюминиевых пластин, закрепляя виниловой лентой. Подготовленные таким образом пластины помещают в почву на глубину 7—12 см. Через 3 сут их вынимают, промывают проточной, а затем стерильной водой и помещают в чашки Петри на поверхность овсяного или кукурузного агара с пимарицином. Через 16 ч инкубации при 22 °C бумажные диски удаляют, поверхность агара промывают стерильной водой и через сутки просматривают разросшийся на агаре гриб. Для обнаружения и выделения целлюлолитических видов (*P. fluminis*, *P. uladhum*) следует 30—40 г почвы поместить в чашку Петри, смочить стерильной дистиллированной водой до уровня насыщения и добавить полоски целлофана или бумажные фильтры. Через 2—7 сут при температуре 12—22 °C на целлофане и бумажных фильтрах обнаруживается мицелий. Перенеся часть его на селективную среду, можно получить чистую культуру (Park, 1975). Возможны варианты этой методики: добавление антибиотиков, различных питательных солей и др. Виды *Pythium* — патогены высших растений — можно выделять по методу Рандса и Доппа (Rands, Dopp, 1934). Исследуемую почву помещают в вегетационные сосуды, куда высаживают восприимчивые к *Pythium* растения, а из последних в дальнейшем выделяют патогенные виды. Чтобы освободиться от заражения растений другими грибами, в частности *Fusarium*, предложена следующая методика (Fatemi, 1974). На исследуемую почву кладут нейлоновую сетку, а на ней уже размещают сеянцы растений. Все увлажняют стерильной водой и выдерживают 2—3 дня при 2 °C, затем растения переносят на чашки Петри с питательной средой. После появления на агаровой среде разросшегося мицелия последовательными пересевами добиваются чистой культуры. Шринивасан (Srinivasan, 1958) при выделении питиевых грибов, патогенных

для сахарного тростника, использовал следующую методику. Кусочки стебля сахарного тростника раскладывают на поверхности почвы в вегетационном сосуде, обильно смачивают водой и покрывают перевернутым сосудом меньшего размера. Опыт проводят в темноте. Через 2—3 нед стебли вынимают, отмывают стерильной водой и помещают в закрытый стерильный стакан или чашку Петри. Развившийся через 2—3 сут ватообразный мицелий *Pythium* переносят на питательную среду. Хороший результат получается при использовании другой методики (Banihashemi, 1970). Из прикорневой зоны больных растений берут 40—60 г почвы, помещают в стерильный химический стакан и заливают стерильной водой на 1 см выше уровня почвы. В этот же стакан на одну треть погружают свежий здоровый огурец, вымытый и продезинфицированный с поверхности этиловым спиртом. Через 4—7 сут при температуре инкубации 20 °С, когда на огурце появляются признаки развития гриба, его вынимают, моют, поверхность дезинфицируют спиртом и помещают в пустой стерильный стакан, где снова инкубируют при 20 °С до появления роста мицелия. Из кусочков этого мицелия или зараженной ткани огурца, взятых выше «водной линии», после перенесения их на питательную среду удастся получить чистую культуру гриба. Хайн и Луна (Hine, Luna, 1963) разработали методику выделения из почвы *P. aphanidermatum*. Ломтики клубня картофеля 3 мм толщ. дезинфицируют 1 ч в водном растворе антибиотика и помещают в чашки Петри на анализируемую почву. После инкубации в течение 12—15 ч при 31 °С ломтики извлекают, промывают стерильной водой и раскладывают на голодный агар с антибиотиком. Через сутки при 20 °С на агаре разрастается мицелий *P. aphanidermatum*. Другой способ выделения этого гриба из почвы основан на использовании в качестве приманки семян огурца, а для индуцирования споруляции — раствора солей (Watanabe, 1984). При этом можно выделять *P. aphanidermatum* из почвы прямо на 2 %-ный водный агар. Через 24—48 ч после начала изоляции при 30—35 °С можно наблюдать бесполое, а через 48—96 ч — половое спороношение. Особая методика предложена для выделения из почвы микопаразитных видов *Pythium* (Foley, Deacon, 1986). В чашки Петри вблизи края на картофельно-декстрозный агар высевали *Phialophora* sp. Когда колония достигала противоположного края, на нее помещали 500 мг почвы. После инкубации при 25 °С через 7 сут чашки просматривались с целью обнаружения питиевых грибов. Предложена методика с использованием DNA для определения *P. irregulare* непосредственно в почве (Matthews et al., 1995).

Из больного растения виды рода *Pythium* выделяют, помещая его кусочки после антисептической обработки на агаризированную селективную среду или в бюксы со стерильной водой. Дальше используют методики, предлагаемые для выделения питиевых грибов из почвы и воды. Особая методика описана для выделения *P. zingiberis* (= *P. volutum*) из корней имбиря (Shimizu, Ichitani, 1982).

Основная трудность выделения питиевых грибов в чистую культуру заключается в необходимости освобождения их от бактерий и других грибов, обычно развивающихся вместе с ними. Получение чистой

культуры достигается несколькими способами: применением химических веществ, ингибирующих развитие нежелательных микроорганизмов; использованием сред, селективных для роста грибов рода *Pythium*; своеобразной техникой посева гриба на питательную среду.

При антисептической обработке больных растений, чаще всего пораженных корней, после тщательной промывки в обычной и стерильной воде рекомендуется помещать их на 5 мин в 1 %-ный раствор гипохлорита натрия. При этом следует иметь в виду, что отдельные виды *Pythium* чувствительны к гипохлориту натрия и могут погибнуть вместе с почвенными сапротрофами, в связи с чем Гаррисон (Harrison, 1955) предложил применять ауреомицин, а Шульц (Schultz, 1942) — роданистый натрий. Последний рекомендуется добавлять и в питательную среду. В качестве дезинфектора используют и 0.1 %-ный раствор сулемы. Чтобы освободиться от бактерий, в культуре используют фунгицид ПХНБ. К сожалению, он не подавляет рост грибов рода *Fusarium*, которые особенно часто выделяются с грибами рода *Pythium* при изучении корневых и прикорневых гнилей растений.

Питиевые грибы довольно стойки к антибиотикам, поэтому последние применяют в качестве ингибиторов бактерий. В 1962 г. была опубликована работа (Eckert, Tsao, 1962), в которой приведены данные о действии более 15 антибиотиков, взятых в различной концентрации, на рост грибов рода *Pythium*. Для выделения многих видов рекомендуют голодный агар со стрептомицином или кукурузно-мучной агар с пимарицином (Kochman, Evans, 1969). Хайн (Hine, 1962) сообщает о хорошем росте *P. ultimum* и *P. debaryanum* на средах, содержащих в равном соотношении сульфат стрептомицина и пимарицина. Пимарицин иногда замещают фунгицидом бенлатом (Follin, 1972). Некоторые препараты не влияют на мицелиальный рост гриба, но подавляют развитие репродуктивных органов и прорастание спор. Выбор антибиотика зависит от вида исследуемого питиевого гриба. По данным Ваартайя (Vaartaja, 1960), на рост *P. debaryanum* не влияет добавление в среду стрептомицина, однако рост гриба ослабевает в присутствии хлортетрациклина, неомицина и новобиоцина. Хорошо использовать несколько антибиотиков в комплексе (Vaartaja, Agnihotri, 1969).

Для получения чистой культуры гриба предложена особая техника посева (Meredith, 1940; Sleeth, 1945). В чашки Петри наливают агаровую среду 5 мм толщ. Застывшую среду разрезают на 4—5 секторов. Кусочки зараженного растения или частицы почвы помещают в центр каждого сектора. Затем сектор с инокулюмом переносят в другую чашку Петри, перевернув агаровую пластинку верхней поверхностью вниз, чтобы инокулюм прилип к агаровой пластинке, а края блока — ко дну чашки. Можно не переворачивать агаровую пластинку, а накрыть ее другой — таким образом, чтобы инокулюм оказался между ними. Гифы гриба прорастают сквозь агар и, освобождаясь от бактерий, достигают его поверхности. Иногда при переворачивании агар растрескивается, и тогда культуру не избавить от загрязнения. В таком случае можно использовать опыт Махачека (Machaček, 1934), который колонию гриба в чашке Петри покрывал стерильным стеклянным диском

20 мм диам. Диск, плотно прилегая к агару, также препятствует распространению бактерий по поверхности среды.

При выращивании грибов рода *Pythium* в культуре среда должна быть нейтральной или слабо кислой. Для освобождения от бактерий кислотность среды можно доводить до 4. Оптимальная температура для роста большинства видов этого рода 20—25 °С, для некоторых — выше (*P. arrhenomanes* 30, *P. myriotylum* 37, *P. aphanidermatum* 38—40 °С). Разные требования отдельных видов к температурным условиям используют для разграничения видов. Так, при выделении из почвы *P. aphanidermatum* почву помещают на селективную для представителей этого рода среду и инкубируют при 38—40 °С, а для выделения *P. ultimum*, *P. irregulare*, *P. mamillatum* и некоторых других видов инкубацию проводят при 20 °С. Оптимальная влажность для роста и развития большинства питиевых грибов близка к 100 %.

У многих видов рода *Pythium* не легко получить в культуре бесполое размножение. Специальные условия, включающие аэрацию водной среды, добавление вытяжек из растений-хозяев, прорастающих семян, являются существенными факторами для стимуляции бесполой репродукции (Agnihotri, Vaartaja, 1970; Nelson, Craft, 1989). Добавки в культуральную среду глюкозы, фруктозы, источников азота (глутаминовой кислоты, дрожжевого экстракта, аспарагина) также увеличивают образование и прорастание зооспорангиев (Agnihotri, Vaartaja, 1967). Подобные действия оказывают ионы магния и калия (Yang, Mitchell, 1965).

В культуре прорастание спорангиев можно стимулировать температурой и добавками в питательную среду таких веществ, как глюкоза, пептон, хитин (Gindrat, 1975). Стероиды также способствуют образованию бесполой репродукции. На прорастание спорангиев влияют температура и влажность. Поэтому заражение высших растений отдельными видами питиевых грибов часто находится в тесной зависимости от времени года и климатических условий. Так, процент заражения растений *P. vexans* (прорастание преимущественно зооспорами) в сильной степени зависит от влажности окружающей среды, а *P. irregulare* (прорастание чаще ростковой трубкой) — главным образом от температуры (Biesbrock, Hendrix, 1970).

В опытах *in vitro* развитие зооспорангиев можно индуцировать перенесением мицелия гриба, выращенного на твердой или жидкой среде, в дождевую или водопроводную стерильную воду. Существуют различные модификации этого метода. Удобно брать за основу следующую методику (Sen, Srivastava, 1968): часть мицелия 7-дневной культуры гриба, выращенного на фасолевым или кукурузно-мучном агаре, помещают в бюксы со стерильной дистиллированной водой таким образом, чтобы уровень воды был не выше 10 мм. Закладывают туда же в качестве приманки и стимулятора стерильные семена конопли. После первых 6 ч воду меняют через каждые 2 ч. Спустя 1—1.5 сут наблюдают формирование и прорастание зооспорангиев. Можно помещать мелкие агаровые блоки с мицелием гриба в чашки Петри, содержащие 1/3 речной и 2/3 дистиллированной воды и кусочки растений (листья, стебли, корни), простерилизованные кипячением в

течение 10 мин. Бесполое спороношение образуется тем легче и быстрее, чем меньше гриб культивировался на искусственной среде.

Половое спороношение в культуре у многих видов питиевых грибов наблюдается довольно часто, но не всегда возможно получить половую репродукцию сразу. Ее формирование зависит от многих факторов: температуры, влажности, света. Добиться образования оогониев и антеридиев в ряде случаев удается выращиванием культуры на специальных средах (морковных, картофельных), добавлением вытяжек (огуречных; морковных, арбузных, конопляных и др.) и витаминов. Присутствие в питательной среде микроэлементов (марганца, цинка, меди) сокращает время образования и созревания ооспор (Lenney, Klemmer, 1966). Добавление ионов кальция способствует образованию оогониев и ооспор и ускоряет их созревание (Yang, Mitchell, 1965). Имеются данные о влиянии стеролов и растительных масел на рост и половую репродукцию видов рода *Pythium* (Hendrix, 1965; Пыстина, 1973б). В работе Хендрикса (Hendrix, 1965) сообщается, что испытанные стеролы, стимулирующие половую репродукцию у многих видов *Pythium*, на *P. spinosum*, *P. polytylum* и *P. middletonii* (приведенного под названием *P. proliferum*) положительного действия не оказывали. Экстракты различных органических веществ, содержащие масла, при добавлении в питательную среду также способствуют образованию оогониев и антеридиев. При испытании действия различных стеролов, минеральных и органических жиров на рост и репродукцию *Pythium* sp. оказалось, что большинство стеролов и органических жиров оказывали стимулирующее действие, а минеральные жиры не давали видимого результата. В опытах (Al-Hassan, Fergus, 1968), где подвергали воздействию стеролов и растительных масел культуры видов *P. hydnosporum*, *P. debaryanum*, *P. dissotocum*, *P. irregulare*, *P. mamillatum*, *P. torulosum*, было установлено, что разные виды неодинаково реагируют на одни и те же стеролы и масла. Действие стимулятора зависит и от состава питательной среды, в которую он добавляется. Так, положительное действие холестерина на образование оогониев у *P. graminicola* находится в зависимости от присутствия в среде следов цинка, марганца, меди и молибдена (Lenney, Klemmer, 1966). Большое значение имеет и концентрация стерола в среде. Механизм стимулирующего действия стеролов на половую репродукцию еще не выяснен до конца, но результаты исследований показывают, что положительный эффект зависит от удачного выбора как самого стерола, так и испытываемого объекта.

Длительно культивировать и сохранять изоляты питиевых грибов довольно сложно. Несмотря на то что это в большинстве — сапротрофные организмы, при повторных пересевах на питательные среды они быстро вырождаются. Известно несколько методов, используя которые удастся продлить жизнеспособность штаммов. Можно сохранять гриб в течение 3—4 мес, культивируя его на зеленых яблоках или свежих огурцах. При заливке культуры гриба, выросшей на агаровой среде в пробирке, растительным маслом (оливковым) удастся сохранить в течение 2 лет целостность некоторых структур (спорангиев, оогониев, антеридиев, ооспор), но не жизнеспособность организма в целом. Плаатс-Нитеринк (Plaats-Niterink, 1981) в процессе хранения

инкубировала культуры при 16 °С, пересевая каждые 10 нед и чередуя среды: кукурузно-мучной и картофельно-морковный агары. Залитые минеральным маслом, такие культуры хранились до 10 лет. Известно еще несколько способов сохранения питиевых грибов. Один из них (Elliot, 1975) состоит в том, что агаровые диски (агар + экстракт из гороховой или пшеничной муки) 3 мм диам. с мицелием помещают в ампулы объемом 0.5 мл с силикагелем или без него, закрывают стерильной ватой и выдерживают в эксикаторе над сухим силикагелем 6 сут. Затем ампулы запаивают и хранят при 8—10 °С. Другой метод (Dick, 1965) заключается в следующем. В стерильные чашки Петри с питательной средой и кольцами Рапера на ней помещают кусочек мицелия из водной культуры гриба. Через 2—3 дня из разросшегося в агаре под кольцом мицелия отделяют кусочек агара с верхушками гиф и переносят в конические узкогорлые колбы (100 мл), наполненные стерильным бидистиллятом (40 мл). В эти же колбы вносят семена конопли и немного настоя этих семян (семена обдают кипящей водой). Через несколько часов гифы гриба можно заметить на семенах конопли. Такие культуры сохраняются при температуре 17—22 °С в течение 3 лет в жизнеспособном состоянии.

Ниже приведены составы селективных сред для изоляции и культивирования питиевых грибов.

1) **По Слит** (Sleeth, 1945): декстроза — 10 г, $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ — 2 г, KNO_3 — 1 г, MgSO_4 — 1 г, агар — 25 г, дистиллированная вода — 1 л.

2) **По Уоркап** (Warcup, 1950): среда Чапека с добавлением 0.5 %-ного дрожжевого экстракта.

3) **По Шмиттеннер** (Schmitthenner, 1962): KH_2PO_4 — 30 мг, K_2HPO_4 — 30 мг, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 20 мг, KCl — 0.6 мг, MnCl_2 — 3 мг, ZnCl_2 — 2 мг, FeCl_2 — 0.10 мг, двунатриевая соль ЭДТА — 12 мг, сахароза — 0.40 г, аспарагин — 0.12 г, гидрохлорид тиамин — 0.04 мг, агар — 20 г, вода — 1 л.

4) **По Ваартайа** (Vaartaja, 1960): NaNO_3 — 2 г, KH_2PO_4 — 1 г, KCl — 0.5 г, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0.5 г, FeSO_4 — 0.1 г, сахароза — 1.5 г, дрожжевой экстракт — 0.5 г, пентахлорнитробензол — 15 мг, бенгальский розовый — 50 мг, сульфат стрептомицина — 50 мг, микостатин — 500 мг, агар — 15 г, вода — 1 л.

5) **По Флауэрс и Хендрикс** (Flowers, Hendrix, 1969): NaNO_3 — 2 г, KH_2PO_4 — 1 г, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0.5 г, сахароза — 30 г, дрожжевой экстракт — 0.5 г, хлорид тиамин — 2 г, бенгальский розовый — 0.5 г, пентахлорнитробензол — 25 мг, галловая к-та — 425 мл, 80 000 ед. пенициллина G, 100 000 ед. нистатина, агар — 20 г, дистиллированная вода 1 л.

6) **По Бурр** (Burr, 1973): дифко-кукурузный агар — 17 г, пимарин — 100 мг, сульфат стрептомицина — 200 мг, бенгальский розовый — 250 мг, бенамил — 5 мг, вода — 1 л (антибиотики готовят в виде 1 %-ного раствора и добавляют в среду после ее автоклавирования и охлаждения до 45 °С).

7) **По Питамбаран и Синг** (Peethambaran, Singh, 1977): пептон — 5 г, декстроза — 10 г, K_2HPO_4 — 1 г, MgSO_4 — 0.5 г, бенгальский

розовый — 50 мг, микостатин — 1000 мг, пентахлорнитробензол — 5 мг, агар — 15 г, дистиллированная вода — 1 л (это среда для выделения и культивирования целлюлозолитических видов рода *Pythium*).

Широко распространенной средой для культивирования питиевых грибов является картофельно-морковный агар: по 20 г моркови и картофеля, нарезанных ломтиками, варят 10 мин в 1 л воды, затем фильтруют и объем фильтрата доводят дистиллированной водой до 1 л.

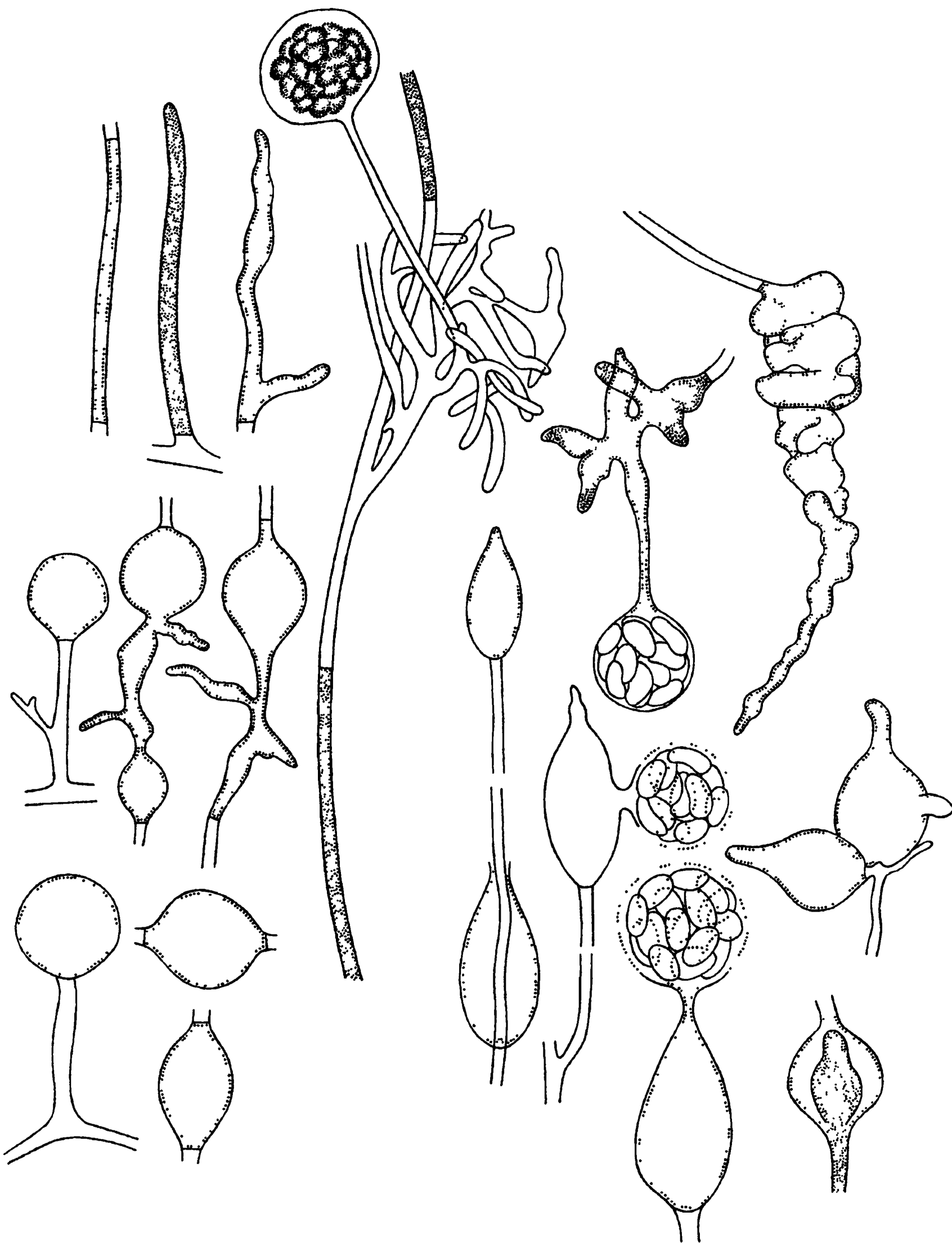
ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПИТИЕВЫХ ГРИБОВ

Мицелий грибов рода *Pythium* способен развиваться на отмерших органических остатках, а также в живых тканях высших растений, водорослей, рыб, личинок насекомых, яйцах некоторых членистоногих. Гифы распространяются внутриклеточно и в межклетниках. Гаустории у питиевых грибов не образуются. При культивировании на живом субстрате и искусственных агаровых средах мицелий погруженный или воздушный. Колонии развиваются радиально. Они паутинистые, пушистые, плотные, подушкообразные. Мицелий в массе белый, состоит в большинстве случаев из бесцветных слабоветвистых тонких (от 1 до 10 мкм толщ.), как правило, несептированных гиф. Перегородки появляются в старых культурах. Молодые гифы мелкозернистые, старые — эмульсионно-непрозрачные. Внешнее покрытие молодых гиф представлено пектиновым материалом, под ним обнаруживается слой целлюлозы (Thomas, 1942). В ряде исследований (Frey, 1950; Mitchell, Sabar, 1966; Cooper, Aronson, 1967, и др.) указана только целлюлоза, сильно пропитанная жирными кислотами. Однако имеются данные, что в клеточных стенках некоторых питиевых грибов целлюлоза не присутствует. При исследовании методом рентгено-структурного анализа 11 изолятов рода *Pythium*, вызывающих микозы лошадей, целлюлоза не была обнаружена, а в гидролизатах клеточных стенок обнаружены глюкоза и небольшое количество маннозы, галактозы, рамнозы (Shipton et al., 1982). При изучении *P. butleri* (Novaes-Ledieu, Jiménez-Martínez, 1968) был обнаружен глюкан. Оказалось, что клеточная оболочка на 25 % состоит из этого вещества, а основной скелет гиф идентифицирован как хитин. У большинства видов встречаются вздутия на гифах — терминальные или интеркалярные, одиночные, в цепочках или гроздьями, способные прорасти ростковыми трубками. У отдельных видов (например, у *P. myriotylum*) в культуре на воздушных гифах, соприкасающихся со стенками пробирки или чашки Петри, возникают аппрессории, которые представляют собой вздутые концы гиф, чаще всего аллантоидной формы, слегка изогнутые или округлые и на ножке. Форма и размер аппрессорий зависят от условий окружающей среды и факторов питания. Образованию аппрессорий способствуют наличие глюкозы как источника углеводного питания, рН среды 6.0—7.0 и температура 15—25 °С (Agnihotri, 1969) — это оптимальные условия для культивирования большинства грибов рода *Pithium*. По данным Д. Л. Тверского (1955), аппрессории встречаются чаще у видов с нитевидными зооспорангиями, чем со сферическими.

Спорангии, представляющие бесполою стадию размножения организма, бывают нитевидными, слегка вздутыми, мешковидными, булавовидными, веретеновидными, продолговато-округлыми, округлыми, яйцевидными, лимоновидными, грушевидными. Встречаются пролиферирующие спорангии (например, у *P. middletonii*), спорангии с сосочкообразным бугорком на вершине (например, у *P. helicoides*, *P. anandrum*), одиночные или в комплексах, терминальные или интеркалярные (рисунок). У большинства видов спорангии возникают на недифференцированных гифах, у некоторых можно различить спорангиеносцы: простые, неразветвленные (например, у *P. intermedium*) или симподиально разветвленные (например, у *P. splendens*). Прорастают спорангии ростковой трубкой или с образованием зооспор. При исследовании *P. perniciosum* и *P. aphanidermatum* мы наблюдали наиболее частый способ прорастания, когда содержимое спорангия через эмиссионную трубку (длина ее характерна для вида) перетекает в везикулу (пузырь), появляющуюся на вершине трубки, и в ней происходит формирование зооспор. У *P. perniciosum* образуется от 2 до 56 зооспор (у других видов, в зависимости от величины спорангия, — до 128). Весь процесс зооспорообразования занимает 15—25 мин. При благоприятных для формирования спорангиев условиях наблюдали массовое образование везикул с зооспорами и выход последних. Выход зооспор осуществлялся последовательно по одной через разрыв везикулы или одновременно при разрушении ее оболочки. Иногда зооспорообразование происходит не типичным для этого рода образом, а так, как свойственно сапролегниевым грибам. Содержимое спорангия может выбрасываться наружу в недифференцированном состоянии, и зооспоры формируются экзогенно (у *P. tamillatum*). У некоторых видов (например, у *P. vexans*, *P. irregulare*) возможно образование зооспор непосредственно внутри спорангия, без везикулы, или зооспоры частично возникают в спорангии, а затем переходят через эмиссионную трубку в везикулу, где завершается их формирование (Middleton, 1943). Для отдельных видов (например, *P. ultimum*) более обычно прорастание ростковыми трубками.

Зооспоры бобовидной формы, с 2 жгутиками, расположенными в выемке вогнутой стороны (Colt, Endo, 1972; Barr, Desaulniers, 1992). После периода активного движения, который может длиться несколько часов, зооспоры переходят в состояние покоя, теряют жгутики и одеваются более толстой оболочкой (инцистируются). Циста сферическая, от 4 до 18 мкм диам., прорастает ростковой трубкой или образует небольшую везикулу с 2—6 зооспорами (Kobayashi, Akai, 1974a, 1974b). Такое повторное формирование зооспор иногда принимали за дипланетизм, как это было описано у *P. diacarpum* (Butler, 1907) и *P. butleri* (Atkinson, 1909; Matthews, 1931).

Органы полового размножения представлены оогониями, антеридиями и ооспорами. Оогонии шаровидные, эллипсоидальные, лимоновидные, одиночные, реже в цепочке, терминальные или интеркалярные, от оогональной ветви отделены перегородкой. Оболочка оогония гладкая или с выростами. Форма, величина и количество выростов у разных видов различны, но могут зависеть и от окружающих условий, и от питательной среды. Антеридии довольно разнообразны по форме:



Форма спорангиев у разных видов рода *Pythium*.

булавовидные, грушевидные, бочонкообразные, нитевидные, прямые и изогнутые, с клювовидным отростком. Антеридии могут быть моноклинные (антеридиальная ветвь возникает на оогониальной или вблизи нее), диклинные (антеридиальная и оогониальная ветви принадлежат разным гифам и возникают в отдалении друг от друга) или гипогинные (антеридиальная клетка формируется внутри оогониальной ветви). Антеридиальная ветвь иногда закручивается вокруг оогониальной. Количество антеридиев, соприкасающихся с одним оогонием, от 1 до 10, иногда даже больше. К оогонию антеридиальная клетка прилегает всей боковой частью или верхушечной. Определенная форма антеридия и способ соприкосновения с оогонием — признаки, присущие конкретным видам и являющиеся систематическими. Однако известны случаи изменения формы антеридия у одного и того же вида в зависимости от условий культивирования. Так, при выращивании на жидкой среде *P. irregulare* (Vaartaja, 1966) и на влажном субстрате *P. debaryanum* (Drechsler, 1953; Kouyeas, 1964) наблюдали серповидные антеридии, не свойственные этим видам. Ранее был описан вид *P. polymorphon* (Sideris, 1932), характерным признаком которого были такие серповидные антеридии. Проведенные исследования (Vaartaja, 1967) показали несостоятельность вида *P. polymorphon* и его идентичность *P. irregulare*, антеридии которого при выращивании на агаризированных средах имеют вид слегка вздутых, стеблевидных отростков. Тенденция к развитию серповидных антеридиев в жидкой среде, однако, не универсальна. Многие виды (например, *P. aphanidermatum*, *P. dissotocum*, *P. coloratum*, *P. paroecandrum*, *P. pyrilobum*) не давали серповидных антеридиев ни при каких условиях культивирования. При оплодотворении у одних видов антеридий может продуцировать оплодотворяющую трубку, у других — приникает к оогонию, слегка сжавшись (Marchant, 1968). Оболочка антеридия крайне тонкая. В момент оплодотворения биохимические процессы проходят не только в антеридии, но и в оболочке оогония. После оплодотворения внутри оогония возникает, как правило, одна ооспора. Но есть виды, у которых встречаются 2 ооспоры (например, *P. echinulatum*, *P. pleroticum*, *P. pulchrum*) и более (*P. multisporum*). Ооспоры плеротические (полностью заполняют оогоний) и аплеротические (между ооспорой и стенкой оогония остается пространство). В процессе развития ооспоры количество запасного материала в ней увеличивается, оболочка утолщается. Зрелые ооспоры содержат одно или несколько жировых глобул (около 20 у *P. oedochilum*, *P. palingenes*). Оболочка ооспоры у большинства видов гладкая, редко структурная (*P. dictyosporum*).

Прорастает ооспора при определенных условиях, чаще ростковой трубкой, иногда с образованием зооспорангия и зооспор. Ростковой трубкой ооспоры *P. aphanidermatum* удавалось прорастить при температуре 30 °C в среде с pH 7.5 на почвенных фильтрах определенного состава (Adams, 1971), а с образованием зооспор — перенеся ооспоры с фасолевого или кукурузного агара в дистиллированную воду (Drechsler, 1947). Важными факторами, влияющими на прорастание ооспор, являются температура (низкие температуры способствуют прорастанию, как правило, зооспорами, а высокие — ростковой трубкой), влажность

среды, ее кислотность и источники питания (Flowers, Littrell, 1972; Schmitthenner, 1972; Ayers, Lumsden, 1975). Рядом исследователей были подробно изучены условия, способствующие прорастанию ооспор у *P. aphanidermatum*, *P. mamillatum*, *P. tardicrescens*, *P. ultimum*, *P. vexans* (Drechsler, 1946, 1947, 1952, 1955, 1956; Stanghellini, 1972, 1973; Stanghellini, Burr, 1973a, 1973b; Stanghellini, Russell, 1973; Lumsden, et al., 1975). У многих видов прорастание ооспор не известно.

Начиная с 60-х г. среди материалов по ультраструктуре грибов появляются работы, касающиеся тонкого строения отдельных структур представителей рода *Pythium* (Seshardi et al., 1964; Seshardi, Payak, 1970; Kobayashi, Akai, 1974a, 1974b; McKeen, 1975; Ruben, Stanghellini, 1978; Hemmes, Stasz, 1984; Barr, Desaulniers, 1992). Проводились исследования по изучению генетического аппарата питиевых грибов (Sansome, 1963; Win-Tin, Dick, 1975; Dennett, Stanghellini, 1977; Martin, 1991, 1995; Chen, Hoy, 1992; Briard et al., 1995, и др.).

Долгое время считалось, что грибы рода *Pythium* гомоталличны (Sparrow, 1931; Vanterpool, 1939; Middleton, 1943, и др.). Первое сообщение о гетероталличности видов этого рода было опубликовано в 1967 г. (Campbell, Hendrix, 1967). Авторы описали новый вид *P. sylvaticum*, характерной чертой которого являлась гетероталличность. В настоящее время известны виды, у которых половое спороношение возникает только при контактном выращивании изолятов, несущих генетические начала различного пола, — *P. catenulatum*, *P. carolinianum*, *P. flevoense*, *P. intermedium*, *P. heterothallicum*, *P. macrosporum*, *P. splendens*, *P. sylvaticum*, *P. undulatum* (Papa et al., 1967; Hendrix, Campbell, 1968, 1969; Plaats-Niterink, 1968, 1969, 1972, 1975, 1981; Pratt, Green, 1971).

Все структурные элементы питиевых грибов, как правило, бесцветны, но у отдельных видов наблюдается окраска. У *P. fluminum* var. *fluminum* мицелий розовый, у *P. fluminum* var. *flavum* — желтый, у *P. torulosum* — сиреневатый. Оогонии у *P. iwajamai* оливково-желтые, у *P. dissimile* — розоватые. Ооспоры у *P. perniciosum*, *P. aristosporum* — темно-коричневые, у *P. pythioides* — светло-розовые, у *P. coloratum* — голубовато-сиреневые. Вообще оболочка ооспор у многих видов со временем может становиться желтоватой (например, у *P. helicoides*, *P. myriotylum*, *P. palingenes*, *P. polytylum*, *P. pyrilibum*, *P. scleroteichum*).

ЭКОЛОГИЯ

Своеобразны экологические особенности грибов рода *Pythium* (Пыстина, 1993). Это организмы, ведущие паразитный или сапротрофный образ жизни, способные поражать большое количество высших растений, чаще всего в фазу всходов. Они встречаются в различных почвах: окультуренных, луговых, лесных, торфяных. Много видов найдено в водоемах с пресными застойными или проточными водами или в соленых водах морей. Представители этого рода обитают на водорос-

лях, остатках растительного и животного происхождения. Есть виды, приуроченные к животному субстрату.

Более 35 видов *Pythium* обнаружено в воде. Около 15 видов зарегистрировано в соленых местообитаниях (моря и эстуарии). Виды *P. marinum* и *P. porphyrae* выделены из морской водоросли *Porphyra* (Fuller et al., 1966; Fujita, 1978; Fujita, Zenitani, 1977; Kazama, Fuller, 1977). В тропиках встречается *P. grandisporangium*, который участвует в минерализации листьев мангровых, опавших в морскую воду (Fell, Master, 1975; Newell, 1992). Чаще всего в соленых водах морей и заливов отмечают *P. salinum*, *P. marinum*, *P. marsipium*, *P. aquatile*, реже — *P. monospermum*, *P. pulchrum*, *P. elongatum*, *P. undulatum*. Известны единичные находки *P. chondricola* (De Cock, 1986). Хотя все вышеперечисленные представители рода *Pythium* считаются солеустойчивыми организмами, отношение к солевому балансу у них различное. Оптимальная соленость среды обитания для большинства из них 1—2 ‰. Вегетативные формы питиевых грибов были обнаружены при солености воды 28 ‰, спороношение наблюдали при 7—15 ‰. У отдельных штаммов *P. undulatum* спорангии формировались при 18—25 ‰ (Johnson, Sparrow, 1961). Эти же авторы указывают, что у видов, которые чаще встречаются в пресных водоемах или незасоленной почве, повышение солености среды до определенных пределов стимулирует половую и бесполоую репродукцию. Так, *P. pulchrum* не образовывал репродуктивных органов в течение недели при солености 5 ‰ на агаре, а при 8 и 10 ‰ появлялись оогонии с антеридиями и спорангии. После 10 дней инкубации половая и бесполоая репродукция наблюдалась в колониях гриба, росшего на агаре с соленостью 20 ‰. Похожую реакцию наблюдали у *P. elongatum*. Спорангии в культуре, росшей на сусло-агаре с соленостью 5, 8 и 10 ‰, появились раньше, чем в культуре, выросшей на среде с соленостью 2 ‰. Однако имеются данные (Aleem, 1980), что понижение солености среды способствует развитию в природных условиях некоторых «морских» видов. Так, в Средиземном море наибольшее развитие *P. marinum* наблюдали в январе-марте. По мнению автора, это было связано с сильными дождями, приведшими к опреснению прибрежных вод. По имеющимся в литературе сведениям, отношение к солености среды обитания может быть неодинаковым у разных штаммов одного вида. Значительное влияние на развитие питиевых грибов (в частности, *P. marinum*) оказывают ионы K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} , SO_4^{--} , Cl^- (Kazama, Fuller, 1973).

Большая часть обитающих в воде видов *Pythium* предпочитает пресные водоемы. Некоторые (например, *P. afertile*, *P. adhaerens*, *P. angustatum*, *P. appleroticum*, *P. dictyosporum*, *P. gracile*, *P. monospermum*, *P. tenue*) паразитируют на пресноводных водорослях (Höhnk, 1953; Sparrow, 1960). Вид *P. pythioides* встречается на растениях, приуроченных к пресным водоемам. Большинство пресноводных видов питиевых грибов выделено из водоемов с чистой, проточной водой, богатой кислородом, значительно меньше — из стоячих вод, болот (Toma, 1971). Виды *P. afertile*, *P. angustatum*, *P. monospermum* (как *P. complens*), *P. diacarpum*, *P. dissotocum*, *P. echinulatum* обнаружены

в сточных водах и в водах очистных сооружений (Мещерякова, Логвиненко, 1969; Логвиненко, 1970). По данным Р. И. Мещеряковой (1971), виды *P. carolinianum*, *P. debaryanum*, *P. inflatum*, *P. tenue* отмечены в начальных очистных сооружениях, а *P. gracile*, *P. marsipium*, *P. middletonii*, *P. rostratum* зарегистрированы только после биологической очистки. В данном случае большое значение имеет реакция отдельных видов оомицетов на концентрацию веществ хозяйственно-промышленных стоков. *P. aquatile* выделен из сточных вод гальванического производства (Somashekar et al., 1982). В опытах по выяснению влияния ионов металлов на водные грибы (Татаренко и др., 1979) было установлено, что представители рода *Pythium* более чувствительны к железу и хрому, слабее реагируют на медь (в отличие, например, от *Achlya americana* Humphrey, тонко реагирующего на железо и медь и слабее — на хром). Среди пресноводных питиевых грибов есть целлюлозоразрушающие виды — *P. fluminum*, *P. uladhum* (Park, 1977; Park, Mc Kee, 1978). Для одних видов *Pythium* большое значение имеют температура и pH среды, другие тонко реагируют на скорость речного течения и обилие прошедших дождей, т. е. для их развития основное значение имеет аэрация. Именно зависимостью от кислорода объясняется распространение питиевых грибов преимущественно в неглубоких водных слоях, а не в донных отложениях (Park, 1980).

Около трети питиевых грибов встречается в почве. Некоторые виды, например *P. coloratum*, *P. dissimile*, *P. multisporum*, *P. salinum*, выделены только из почвы, большинство же встречается и в других условиях. Чаще всего грибы этого рода выделяют из поверхностного слоя почвы на глубине 5—10 см (Vaartaja, Bumbieris, 1964; Plaats-Niterink, 1975), а иногда и на глубине 1 м (Apinis, 1964). Имеются данные (Harder, Übelmesser, 1957) о том, что виды *Pythium* удавалось обнаружить в траншеях на глубине 70, 75 и 335 см, но их не было в слое 120—200 см. Большинство почвенных питиевых грибов приурочено к культурным и унавоженным почвам, меньше — к лесным и целинным. Известно, например, что *P. splendens* — возбудитель корневой гнили масличной пальмы в Нигерии в окультуренных почвах встречается в 12 раз чаще, чем в неокультуренных (Aderungboye, Esuruoso, 1976). Для культурных почв открытого и закрытого грунта обычны *P. irregulare*, *P. oligandrum*, *P. sylvaticum*, *P. ultimum*; для лесных — *P. oligandrum*, *P. paroecandrum*, *P. rostratum*; для торфяных — *P. middletonii*, *P. torulosum* (Vaartaja, Bumbieris, 1964; Domsch, Gams, 1970; Campbell, Hendrix, 1967; Hendrix et al., 1971); для пастбищных — *P. dissotocum*, *P. rostratum* (Johnson, 1971). Некоторые виды, например *P. intermedium*, выделяют из разных почв: окультуренных (Chesters, 1948), сырых пастбищ (Apinis, 1964), лесных питомников (Vaartaja, 1968) и т. д. Известно, что гетероталлические виды (*P. heterotallicum*, *P. sylvaticum*) чаще встречаются в лесных почвах, чем в окультуренных (Hendrix et al., 1971). Виды *P. salinum*, *P. aquatile* относятся избирательно к солевому балансу и распространены преимущественно в засоленных почвах. Многие представители этого рода чутко реагируют на кислотность среды. Повышение pH почвы с 6.8 до 7.8 ведет к увеличению заспоренности почвы питиевыми грибами (Gibson, 1955). В лесных

почвах с низким значением рН эти грибы редки, но при подщелачивании почвы увеличивается количество обнаруживаемых в ней ооспор некоторых видов, в частности *P. mamillatum* (Barton, 1958). Большое влияние на выживаемость питиевых грибов оказывают азотные соединения. Отмечено, что внесение в почву аммонийного и нитратного азота стимулирует развитие *P. aphanidermatum* (увеличивает скорость роста мицелия и расселение гриба в нижние горизонты), а нитритные соли ингибируют эти процессы (Kawase et al., 1970). На распространение в почве *P. mamillatum* значительное влияние оказывает количество углерода в ней, наличие азота влияет слабее (Barton, 1960). Развитие питиевых грибов зависит и от содержания кислорода в почве. Высокое содержание CO_2 и нормальное содержание атмосферного O_2 более благоприятно для роста и выживания грибов рода *Pythium*, чем низкое содержание O_2 и нормальное содержание атмосферного CO_2 (Gardner, Hendrix, 1973).

Физическая структура среды также регулирует развитие грибов рода *Pythium*. Так, в опытах по выявлению динамики популяции *P. irregulare* растения выращивали в сосудах с песком, дубовой корой или их смесью. Наибольшее развитие гриба обнаружили в сосудах с дубовой корой (Gugino et al., 1973). Относительно *P. ultimum* известно, что он более активно ведет себя на легких почвах и чаще может быть выделен из растений, выращиваемых в этих условиях (Kerr, 1964). В то же время есть данные (Rajan, Singh, 1974) о том, что при инфицировании *P. aphanidermatum* глинистой почвы, смешанной в разных пропорциях с песком (0:100, 25:75, 75:25, 100:0), наибольшее количество пропагул гриба наблюдалось при наименьшем содержании песка. Такие же результаты получены и в опытах по выявлению степени заражения пшеницы грибом *P. graminicola* в зависимости от типа почвы, на которой она выращивалась (Kauraw, 1979). Оказывает влияние на заспоренность почвы питиевыми грибами и температура. Виды *P. irregulare*, *P. aphanidermatum*, *P. dissotocum*, *P. paroecandrum*, *P. ultimum* наиболее часто можно обнаружить при температуре почвы 10, 15, 20 °С; при 15 °С обычен *P. splendens*, а при 25 °С — *P. sylvaticum*; при 35 °С выделяют *P. vexans* (Golden et al., 1972), а при 37 °С — *P. oligandrum* (Piecarka, Abawi, 1978). При изучении патогенности разных видов *Pythium* по отношению к клубнике выяснили, что при температурах ниже 20 °С активно ведет себя *P. ultimum*, который является в этом случае основным возбудителем заболевания, а при 26 °С растения поражаются *P. echinulatum* (Watanabe et al., 1977). Имеются данные (Biesbrock, Hendrix, 1970), что процент заражения высших растений *P. vexans* зависит от влажности почвы, а *P. irregulare* — от температуры. Несомненно, структура почвы, ее химический состав, температура и количество выделенных питиевых грибов тесно связаны друг с другом.

Виды рода *Pythium*, обитающие в почве, находятся в различных взаимоотношениях с другими почвенными микроорганизмами. Например, представители родов *Trichoderma* Pers.: Fr., *Aspergillus* Micheli ex Link, *Penicillium* Link — антагонисты питиевых грибов. Рост и развитие грибов рода *Pythium* подавляются также грибами *Rhizoctonia solani*

Kuehn и *Fusarium culmorum* Sacc. (Liu, Vaughan, 1965), а *Mortierella isabellina* Oudem., наоборот, стимулирует развитие питиевых грибов (Luijk, 1938). Вообще питиевые грибы очень чувствительны к патогенной микофлоре почвы. Так, *P. myriotylum* дольше и в большем количестве выживает в почве, для которой он необычен. По мнению исследователей (Carren, 1971; Ricci, Messiaen, 1976), это объясняется тем, что в почве, в которой он ранее не встречался, возможно, нет и его антагонистов, а представители рода *Pythium* заселяют обеззараженные участки значительно быстрее, чем их антагонисты. Нередко грибы этого рода составляют комплекс из двух и более видов. Так, при анализе микобиоты из 2132 образцов почв комплекс *P. irregulare*—*P. debaryanum* встречался в 90 %, *P. afertile*, *P. aphanidermatum*, *P. disotocum*—*P. perniciosum* в 60 % исследуемых образцов (Hendrix, Campbell, 1970). Отмечены и другие сочетания видов. Такое комплексное существование питиевых грибов помогает им противостоять антагонистам. Между отдельными видами рода *Pythium* известен микопаразитизм. Так, *P. acanthicum* паразитирует на *P. aphanidermatum*, причем внедрение паразита в гифы хозяина происходит как механически, так и при участии литических ферментов (Haskins, 1963; Hoch, Fuller, 1977). В качестве микопаразита *P. acanthicum* известен и на *P. myriotylum* (Lodha, Webster, 1990). Своеобразен паразитизм *P. oligandrum* на *P. irregulare*, *P. mamillatum* и *P. ultimum* (Drechsler, 1946; Veselý, 1978). При совместном культивировании паразит образует многочисленные тонкие гифы, обвивающие гифы хозяина, и усваивает питательные вещества, проникая в клубок гиф последнего. Эта способность *P. oligandrum* подавлять развитие некоторых фитопатогенных грибов была использована при поисках биологической защиты культурных растений от корневой гнили, вызываемой питиевыми грибами. В лабораторных опытах при высеве в нестерильную полевую почву семян свеклы, инокулированных мицелием *P. oligandrum*, всхожесть была в 4 раза выше, чем при посеве необработанных семян.

Питиевые грибы способны паразитировать на грибах других родов, в частности *P. oligandrum* на *Phialophora radiculicola* Cain и *Gaeumannomyces graminis* (Sacc.) Arx et Olivier (Deacon, 1976; Deacon, Henry, 1978) и на *Pythiogeton autossytum* Drechs. (Drechsler, 1943a). Изучение микопаразитических и не паразитирующих на грибах изолятов *P. acanthicum*, *P. oligandrum* и *P. periplocum* показало значительные различия в их физиологии (Foley, Deacon, 1986).

Нередко сами питиевые грибы становятся хозяевами, на которых развиваются представители разных групп грибов, чаще всего хитридиевых, но встречаются и гифомицеты (Drechsler, 1938, 1943b, 1962, 1963, 1964; Hoch, Abawi, 1979; Khulbe, Bhargava, 1981). Поражаются у питиевых грибов, как правило, ооспоры.

Сохраняются питиевые грибы в почве в виде ооспор, хламидоспор, спорангиев и инцистированных зооспор (Harper, 1962; Vaartaja, Agnihotri, 1966). Инцистированные зооспоры не утрачивают в почве способности к прорастанию в течение нескольких недель (Luna, Hine, 1964; Trujillo, Marcley, 1967), причем разные виды значительно отличаются друг от друга в сохранении жизнеспособности (Hardman, Dick,

1989). Хламидоспоры и ооспоры — более жизнестойкие структуры, они сохраняют жизнеспособность до 12 лет (Норре, 1966).

Почти всех представителей рода *Pythium*, обитающих в почве, можно рассматривать как потенциальных возбудителей болезней высших растений, так как при искусственном заражении большинство их вызывает у последних симптомы поражения.

В настоящее время виды рода *Pythium* зарегистрированы на высших растениях, относящихся ко многим семействам и более 250 родам. В основном они развиваются на травянистых и кустарниковых растениях, реже — на древесных. Из последних можно отметить *P. torulosum*, который найден на пихте и яблоне; *P. ultimum* — на яблоне, ильме, ели; *P. aphanidermatum* и *P. irregulare* — на ели; *P. oligandrum* — на ильме; *P. hydnosporum* — на кедре. Много видов обнаружено на саженцах сосны: *P. aphanidermatum*, *P. hydnosporum*, *P. irregulare*, *P. pyrilobum*, *P. torulosum*, *P. ultimum*. Одни виды имеют большой круг питающих растений, например, *P. ultimum* обнаружен на высших растениях почти 160 видов, другие приурочены к растениям одного вида или рода. Так, *P. acanthophoron* найден на *Ananas sativus*, *P. tracheiphilum* — на *Lactuca sativa*, *P. nagaii* — на *Oryza sativa* и т. д. Можно отметить, что некоторые виды рода *Pythium* поражают представителей одного семейства, обнаруживая также некоторую приуроченность. Например, *P. arrhenomanes* зарегистрирован на растениях 30 родов сем. *Poaceae*, а в остальных семействах, на представителях которых он встречается, отмечен только на растениях 1—3 родов. *P. megalacanthum*, поражая представителей 15 семейств, отсутствует на злаках, а *P. tardicrescens* отмечен только на корнях представителей сем. *Poaceae* и т. д. Таким образом, среди большого круга поражаемых грибами из рода *Pythium* растений существуют растения-хозяева, более восприимчивые именно к данному возбудителю. В то же время среди отдельных грибов этого рода, отмеченных на одном или нескольких видах высших растений, вероятно, имеются такие, которые способны заражать и другие растения, но в связи с различными эколого-географическими условиями обитания паразита и хозяина или невозможностью некоторых видов рода *Pythium* выдержать конкуренцию других патогенных микроорганизмов заражения в природе не происходит.

Питиевые грибы известны в качестве микоризообразователей, в частности *P. ultimum* (Hawker et al., 1957; Ham, 1962).

Среди видов рода *Pythium*, приуроченных к животному субстрату, можно назвать следующие: *P. pulchrum* на личинках муравьев, *P. thalassium* на яйцах краба, *P. jirovecii* на дафнии. *P. insidiosum* и *P. destruens* выделены из ран на крупе лошади (Shipton, 1982; Mendoza et al., 1993). На нематодах были обнаружены *P. monospermum* и *P. torulosum*, а при искусственном заражении на них хорошо развивался *P. aphanidermatum* (Tzean, Estey, 1981). Из кишечника, помета, перьев птиц и их гнезд выделяли *P. dissimile* (Thornton, 1971; Hubálek, 1974a, 1974b). В качестве возбудителя микозов лошадей отмечен *P. gracile* (Hutchins, Johnston, 1972). Этот же вид найден на жабрах рыб (Sati, Khulbe, 1983).

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Представители рода *Pythium* довольно многочисленны и широко распространены в природе. Их биоэкологические особенности, отношение к условиям температуры и влажности обусловили своеобразие мирового распространения. Многие виды зарегистрированы в жарких экваториальных странах, не мало видов и в районах с холодным климатом — даже на Аляске. Несколько видов обнаружено в почвах о. Шпицберген (Gaertner, 1954); в Гренландии найдены *P. irregulare*, *P. monospermum*, *P. vanterpoolii* (Höhnk, 1960; Booth, Barrett, 1971), в Исландии — *P. dissotocum*, *P. monospermum*, *P. rostratum*, *P. torulosum* (Johnson, 1971). Есть сведения о видах, обнаруженных в Арктике (Booth, Barrett, 1971) и Антарктике (Harder, Persiel, 1962). Большое количество видов найдено в зонах с умеренным климатом. Несмотря на то что питиевые грибы представлены на всех континентах и во многих регионах, считать их космополитами нельзя. Отдельные, даже широко распространенные виды встречаются далеко не везде, где имеются обычные для их местообитания условия. К тому же многие представители рода *Pythium* являются паразитами культурных растений, на распространение которых большое влияние оказывает человек, в результате чего ареал приобретает искусственный характер. Но, судя по имеющимся данным, ареал отдельных видов не зависит от ареала растения-хозяина. Многие растения культивируются в течение десятилетий в разных странах, но виды рода *Pythium*, присущие им в одних местностях, не обнаруживаются в других. Например, 17 видов рода *Pythium* зарегистрировано на ананасе на Гавайских островах, 8 из них встречаются только здесь. Около половины видов питиевых грибов кажутся эндемичными, но в большинстве случаев это одиночные находки. Сводные данные о видах рода *Pythium* имеются по некоторым странам и регионам, например: Болгария (Ванев и др. 1993), Нидерланды (Plaats-Niterink, 1981), Франция (Paul, 1994), бывший Советский Союз (Новотельнова, Пыстина, 1985), Индия (Dayal, Kiran, 1988), Ирак (Ershad, 1977), Египет (El-Nagdy, 1991), Южная Африка (Denman, Knox-Davies, 1992), Аргентина (Frezzi, 1956), США (Farr et al., 1989). Недостаточная изученность видового состава рода *Pythium* в разных регионах затрудняет выявление в настоящее время ареалов видов.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ИДЕНТИФИКАЦИЯ ВИДОВ РОДА *PYTHIUM*

При описании видов рода *Pythium* приводятся следующие сведения. Мицелий: степень ветвления, толщина гиф, наличие хламидоспор, аппрессориев. Бесполоая репродукция: положение и форма зооспорангия, размер, способ прорастания, количество зооспор, размер цисты. Половая репродукция: положение, форма и размер оогония, структура оболочки; положение антеридиев относительно оогония, их форма, размер, количество и характер соприкосновения с оогонием;

количество ооспор в оогонии, их расположение, размер, цвет, толщина и структура оболочки, а также наличие особых образований (преломляющие свет или содержащие запасные вещества тела).

Однако некоторые из этих данных, встречающиеся в работах разных исследователей, не однозначны для одного и того же вида. Так, для *P. echinulatum* Метьюз (Matthews, 1931) сообщает о промежуточных зооспорангиях, а Джонсон (Johnson, 1971) — только о конечных. Сильно отличаются приводимые исследователями размеры репродуктивных органов. Например, размер оогониев для *P. tamillatum*: 20.0—25.9 мкм (Matthews, 1931), 13.0—19.3 (Middleton, 1943), 31.0—33.0 (Johnson, 1971), 14.0—24.0 мкм (Yu, Ma, 1989). В работе Батлера (Butler, 1907) даны размеры оогониев, ооспор и гиф у разных изолятов *P. gracile* (табл. 1).

Таблица 1
Размеры отдельных структур (диаметр, мкм)
у некоторых изолятов *P. gracile*

Изолят	Оогонии	Ооспоры	Гифы
Паразит из водорослей	25.0—30.0	20.0—24.0	1.5—2.0
Сапротроф из почвы	15.0—22.0	13.0—20.0	1.0—1.5
Паразит из корней и основания стебля <i>Zingiber officinale</i>	27.0—33.0	23.0—27.0	4.0

Таких примеров довольно много. В работе Кемпбелл и Слит (Campbell, Sleeth, 1946) показан широкий диапазон изменчивости *P. ultimum* в зависимости от мест обитания и культивирования. Имеются данные об изменчивости *P. arrhenomanes* (Rands, Dopp, 1934). Установлено (Hendrix, Campbell, 1974), что при длительном выращивании (более 30 мес) на агаризованных средах отдельных видов *Pythium* (*P. dissotocum*, *P. myriotylum*, *P. irregulare*, *P. ultimum* и др.) у них изменяются размеры спорангиев, оогониев и ооспор. В связи с этим указывается, что для разграничения видов *Pythium* следует использовать более стабильные признаки, чем размеры их репродуктивных органов. Дифференциация многих видов *Pythium* видна при их культивировании, например при различных температурных условиях (табл. 2).

Различаются некоторые виды и скоростью роста мицелия. По данным Плаатс-Нитеринк (Plaats-Niterink, 1981), на картофельно-морковном агаре при температуре культивирования 25 °С скорость роста за сутки¹ составляла: у *P. monospermum* 5 мм, *P. ostracodes*, *P. angustatum* и *P. mastophorum* 8—10, *P. dissimile* 12, *P. aphanidermatum*, *P. deliense* и *P. ultimum* 30, а у *P. periplocum*, *P. splendens* и *P. sylvaticum* 35 мм и т. д.

Многие виды *Pythium* имеют отличия физиолого-биохимического характера, но данные по этому вопросу очень немногочисленны и разрозненны. Исследовали особенности биохимического состава клеточной оболочки у разных видов питиевых грибов (Takenaka, Kawasaki,

¹ Здесь и далее приводится скорость роста мицелия за сутки.

Таблица 2

Кардинальные температуры роста некоторых видов рода *Pythium*

Вид	Кардинальные температуры, °С, по:								
	Middleton (1943)			Plaats-Niterink (1981)			Yu, Ma (1989)		
	min	opt	max	min	opt	max	min	opt	max
<i>P. acanthicum</i>	10	28—30	40	5	25—30	38	18	32	40
<i>P. acanthophoron</i>	13	25	35	5	30	37			
<i>P. afertile</i>	10	30	37						
<i>P. anandrum</i>	1	28	34	5	28	31			
<i>P. angustatum</i>				5	25	35			
<i>P. aquatile</i>				5	25	35			
<i>P. aphanidermatum</i>	10	35	45	10	35—40	>40	12	32—36	40
<i>P. arrhenomanes</i>	5	28—30	37	5	25—30	35			
<i>P. catenulatum</i>				10	30—32	40	12	32	40
<i>P. deliense</i>	10	34	43	10	30	>40	12	36	40
<i>P. diclinum</i>				5	30	35—40	4	32	40
<i>P. dissotocum</i>	1	28	35	5	20—25	35	8	28	36
<i>P. echinulatum</i>	7	30	40	5	30	35—40			
<i>P. elongatum</i>							8	28	36
<i>P. graminicola</i>	5	28	37	5	38	38	8	28	40
<i>P. helicandrum</i>				5	25	37			
<i>P. helicoides</i>	10	35	43	5	30—37	43	12	36	44
<i>P. hydnosporum</i>	1	28	35	4	28	35			
<i>P. hypogynum</i>	1	30—35	37	1	31—34	37			
<i>P. indigoferae</i>	10	30	37	15	30	35	8	28—32	36
<i>P. inflatum</i>				5	30	37	12	32	40
<i>P. intermedium</i>	1	28	34	5	20—25	30			
<i>P. irregulare</i>	5	28	37	1	30	35	4	28—32	36
<i>P. mamillatum</i>	1	28	35	5	25	30—35	8	28	40
<i>P. marsipium</i>							8	36	40
<i>P. mastophorum</i>	7	25	31	3	21	27			
<i>P. megalacanthum</i>	7	22	30						
<i>P. middletonii</i>				5	25—30	35	8	28	36
<i>P. monospermum</i>	4	30	37	5	25	30—35	8	28	32
<i>P. multisporum</i>				5	25—30	40			
<i>P. myriotylum</i>	10	37	43	5	37	40	8	36	40
<i>P. nagaii</i>	5	30	37	9	28	35	8	28—32	36
<i>P. oedoehilum</i>	10	28	40	10	30	35			
<i>P. oligandrum</i>	10	30	40	7	30	37	12	36	44
<i>P. paroecandrum</i>	7	25	37	5	25	35	8	28	32
<i>P. periilum</i>	7	30	40	10	30	40	4	28—36	40
<i>P. periplocum</i>	10	30	40	5—10	30	40	16	28	36
<i>P. perniciosum</i>	4	30	37	4	18—31	37			
<i>P. polymastum</i>	4	28	37	5	25	30			
<i>P. pulchrum</i>	4	25	34				8	28—32	36
<i>P. rostratum</i>	4	25	34	5	25	35	4	24—28	36
<i>P. salinum</i>							8	24—28	36
<i>P. salpingophorum</i>	4	30	37	5	25	30	8	32	40
<i>P. scleroteichum</i>	10	25	32	10	25	32			
<i>P. spinosum</i>	4	25—28	37	5	25	35	4	28	36
<i>P. splendens</i>	4	28—31	35	5	25	34			

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Кардинальные температуры, °С, по:								
	Middleton (1943)			Plaats-Niterink (1981)			Yu, Ma (1989)		
	min	opt	max	min	opt	max	min	opt	max
<i>P. sylvaticum</i>				5	25	35—40			
<i>P. tardicrescens</i>	5	25	30	7	25	28			
<i>P. torulosum</i>	4	28	35	5	25—30	35	8	28—32	36
<i>P. ultimum</i>	1	28—30	37	5	25—30	35—40	4	32	36
<i>P. vanterpoolii</i>				5	25	30			
<i>P. vexans</i>	4	30	35	5	30	35	8	28—32	40
<i>P. violae</i>				5	25	35			

1994). Для более точного определения некоторых видов этого рода изучали серологические взаимоотношения у нескольких видов, используя метод двойной диффузии в агарозе и иммуноэлектрофорез (Krywienczyk, Dorworth, 1980). Была подтверждена идентичность *P. aphanidermatum* и *P. butleri*, а также *P. irregulare* и *P. polymorphon*. Выяснилось, что *P. coloratum* и *P. dissotocum* — близкие виды, *P. ultimum*, *P. sylvaticum* и *P. irregulare* также составляют группу близких видов, а *P. pyrilobum* стоит от всех особняком. При изучении состава белков у видов *P. coloratum*, *P. dissimile*, *P. echinulatum*, *P. intermedium*, *P. irregulare*, *P. myriotylum*, *P. pyrilobum*, *P. rostratum*, *P. splendens* и *P. ultimum* выяснилось (Clare et al., 1968), что основные белки у разных видов заметно отличаются, а вариации у изолятов одного вида очень незначительные. Отмечалось некоторое отличие в составе аминокислот у нескольких видов *Pythium* (Hine, 1960) и протеинов (Abdelzacher et al., 1995). При изучении гексозамина у разных видов *Pythium* выявлены отличия в процентном содержании: у *P. oligandrum* 1 %, у *P. spinosum* 0.5 % (Plaats-Niterink et al., 1976). В работе (Ma, Yu, 1991) приведены результаты сравнения профилей растворимых белков у 27 изолятов, относящихся к 23 видам *Pythium*. Оказалось, что электрофоретические профили растворимых белков у разных видов существенно различаются, а у изолятов одного вида идентичны. В то же время имеются данные (Chen et al., 1991), что при изучении 38 изолятов, относящихся к 7 гомоталличным видам *Pythium*, выделенным из различных субстратов в Австралии, Японии, Корее и Сев. Америке, растворимые белки и ферменты для морфологически резко отличающихся видов были сходны, а для близких по морфологии (*P. aphanidermatum* и *P. deliense* или *P. arrhenomanes* и *P. graminicola*) — различны. В опытах с антителами и сыворотками при скрининге 40 изолятов 20 видов *Pythium* были обнаружены уникальные для каждого вида абсорбционные профили, выявлена общность изолятов одного вида и существенное различие между изолятами разных видов (White et al., 1994).

Подобные отрывочные и не всегда совпадающие сведения по составу отдельных химических соединений у питиевых грибов вряд ли могут быть использованы в настоящее время для идентификации видов. При сравнительном изучении в культуре морфобиологических характеристик

отдельных видов питиевых грибов были установлены стойкие признаки, имеющие таксономическое значение: форма зооспорангия, строение оболочки оогония, положение ооспоры в оогонии и антеридия у оогония. Остальные признаки можно использовать в качестве дополнительных, так как они изменчивы и зависят от различных факторов окружающей среды, от возраста культур или мало доступны в связи со сложностью их выявления.

На основании стойких признаков ключи для определения видов рода *Pythium* составлены многими исследователями (Matthews, 1931; Middleton, 1943; Waterhouse, 1967; Plaats-Niterink, 1981; Новотельнова, Пыстина, 1985; Yu, Ma, 1989). Некоторые дополнительные признаки использованы в ключе, составленном Диком (Dick, 1990). Сделана попытка определения видов на основании биометрического анализа размеров оогониев и ооспор (Shanzad et al., 1992), других математических методов (Gilbert et al., 1995). Имеется компьютерная обработка комплекса признаков для идентификации видов (Jong et al., 1992).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Род *PYTHIUM* Pringsh.

Jb. wiss. Bot. 1: 304. 1858; *Artotrogus* Mont., 1845; *Cystosiphon* Roze et Cornu, 1869; *Nematosporangium* (Fischer) Schroet., 1897; *Rheosporangium* Edson, 1915, *Sphaerosporangium* Sparrow, 1931.

Гифы без перегородок. Спорангии терминальные или интеркалярные, нитевидной формы, неотличимые от вегетативной гифы, или вздуто-мешковидные, сферические, округлые, лимоновидные, грушевидные, яйцевидные, одиночные и в комплексах; пролиферирующие или нет; прорастающие зооспорами или ростковой трубкой. Зооспоры бобовидные, двужгутиковые, формируются, как правило, в везикуле (тонкостенном пузыре), куда через эмиссионную трубку перетекает протоплазма из спорангия. Оогонии терминальные или интеркалярные, сферические, шаровидные, эллипсоидальные, мешковидные, с гладкой, шиповатой или с несколькими выростами оболочкой. Антеридии терминальные, редко интеркалярные, булавовидные, мешковидные, цилиндрические, клювовидно изогнутые, моноклинные, диклинные, редко гипогинные, 1—12 у оогония; антеридиальная клетка соприкасается с оогонием верхушечной частью или прилегает всей боковой стороной. Ооспора, как правило, одиночная, плеротическая, аплеротическая, с гладкой или структурной оболочкой; прорастает ростковой трубкой или с образованием зооспорангия и зооспор.

Тип рода: *P. monospermum* Pringsh.

В воде, почве, на остатках растительного и животного происхождения, на живых растениях и животных.

Представители рода *Pythium* встречаются на всех континентах, большая часть видов известна по 1 или нескольким находкам, но есть виды, которые являются космополитами.

В роде *Pythium* описано свыше 200 видов. Некоторые виды известны по 1 находке, диагнозы других столь скудны, что идентификация невозможна. Кроме этого, у ряда видов не обнаружены половая или бесполовая стадии, что также затрудняет идентификацию. В настоящее время признанными являются около 150 видов. На территории России найдено 42 вида.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ, ОБНАРУЖЕННЫХ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

1. Виды гомоталлические (ооспоры образуются в одиночных культурах) 2.
- Виды гетероталлические (ооспоры в одиночных культурах не образуются) 37.

2. Виды с полным циклом развития 3.
- Виды с неполным циклом развития 40.
3. Оболочка оогония шиповатая 4.
- Оболочка оогония иная 12.
4. Антеридии часто отсутствуют 5.
- Антеридии имеются 6.
5. Спорангии шаровидно-мешковидные, в комплексе 27. **P. oligandrum.**
- Спорангии эллипсоидальные, яйцевидные, с бугорком на вершине 3. **P. anandrum.**
6. Антеридии гипогинные 11. **P. echinulatum.**
- Антеридии иные 7.
7. Антеридии диклинные, антеридиальная ветвь часто спиралевидно закручена или обвивает оогониальную 15. **P. helicandrum.**
- Антеридии моноклинные, редко диклинные, антеридиальная ветвь ровная 8.
8. Ооспора аплеротическая 9.
- Ооспора плеротическая или близка к такому положению 10.
9. Шипы оболочки оогония сосочковидные 31. **P. polymastum.**
- Шипы оболочки оогония конические, островершинные 22. **P. megalacanthum.**
10. Шипы оболочки оогония короткие, 2—3 (—5) мкм дл. с тупой вершиной 1. **P. acanthicum.**
- Шипы оболочки оогония иные 11.
11. Шипы оболочки оогония пальцевидные, 3—8 мкм дл. 36. **P. spinosum.**
- Шипы оболочки оогония конусообразные, сосочковидные, 2—6 мкм дл., иногда с загнутой верхушкой 20. **P. mamillatum.**
12. Оболочка оогония с редкими выростами 13.
- Оболочка оогония гладкая 15.
13. Выросты оболочки оогония разветвленные на верхушке 32. **P. polyrapillatum.**
- Выросты оболочки оогония в виде редких выпячиваний 14.
14. Спорангии нитевидные 28. **P. papillatum.**
- Спорангии сферические 19. **P. irregulare.**
15. Антеридии чаще гипогинные; оогонии в цепочке по 2—5 16.
- Антеридии иные 17.
16. Ооспора аплеротическая, иногда 2 в оогонии 33. **P. pulchrum.**
- Ооспора плеротическая, одиночная 35. **P. rostratum.**
17. Антеридии чаще моноклинные, редко диклинные 18.
- Антеридии иные 29.
18. Спорангии шаровидные, яйцевидные, не пролиферирующие 19.
- Спорангии иные 21.
19. Антеридиальная клетка крупная, мешковидная или колоколообразная, широко соприкасается с оогонием боковой частью или как бы расплюсченной верхушкой 42. **P. vexans.**
- Антеридиальная клетка грушевидная, булавовидная, соприкасается с оогонием верхушкой 20.
20. Антеридий у оогония 1 40. **P. ultimum.**

- Антеридиев у оогония 1—5 29. **P. paroecandrum.**
- 21. Спорангии грушевидные, пролиферирующие; в оогонии 1—2 и более ооспор 25. **P. multisporum.**
- Спорангии иные 22.
- 22. Спорангии нитевидные 23.
- Спорангии иные 26.
- 23. Спорангии дендроидно-разветвленные 10. **P. dissotocum.**
- Спорангии не разветвленные 24.
- 24. Ооспора угловатая, с неровной оболочкой 30. **P. perniciosum.**
- Ооспора округлая, гладкая 25.
- 25. Оогонии мелкие, 7—12 мкм диам. 38. **P. tenue.**
- Оогонии 20—25 мкм диам. 6. **P. aquatile.**
- 26. Спорангии шаровидные, в комплексе, по обе стороны несущей гифы 41. **P. vanterpoolii.**
- Спорангии мешковидно вздутые, разветвленные, в комплексе 27.
- 27. Ооспора аплеротическая 5. **P. aphanidermatum.**
- Ооспора плеротическая 28.
- 28. Оогонии 10—20 мкм диам., хламидоспоры и аппрессории не известны 39. **P. torulosum.**
- Оогонии 16—36 мкм диам., хламидоспоры и аппрессории имеются 14. **P. graminicola.**
- 29. Антеридии чаще диклинные, редко моноклинные или гипогинные 30.
- Антеридии диклинные 34.
- 30. Ооспора со структурной оболочкой 9. **P. dictyosporum.**
- Ооспора с гладкой оболочкой 31.
- 31. Ооспора плеротическая 24. **P. monospermum.**
- Ооспора аплеротическая 32.
- 32. Спорангии нитевидные 4. **P. angustatum.**
- Спорангии сферические 33.
- 33. Оогонии 15—28 мкм диам., антеридиальная клетка соприкасается с оогонием верхушкой 23. **P. middletonii.**
- Оогонии 30—40 мкм диам., антеридиальная клетка соприкасается с оогонием всей боковой частью 26. **P. oedochilum.**
- 34. Ооспора со структурной оболочкой 34. **P. pythioides.**
- Ооспора с гладкой оболочкой 35.
- 35. Спорангии мешковидно вздутые, лопастные, в комплексе 7. **P. arrhenomanes.**
- Спорангии иные 36.
- 36. Спорангии одиночные, мешковидные, расположены часто асимметрично несущей гифе 21. **P. marsipium.**
- Спорангии одиночные, булабовидные, с бугорком на верхушке, пролиферирующие 16. **P. helicoides.**
- 37. Спорангии не известны 37. **P. sylvaticum.**
- Спорангии имеются 38.
- 38. Спорангии нитевидные 13. **P. gracile.**
- Спорангии мешковидно вздутые или сферические 39.
- 39. Ооспора плеротическая 8. **P. catenulatum.**
- Ооспора аплеротическая 18. **P. intermedium.**

40. Не известна бесполоя стадия 17. *P. hydnosporum*.
 — Не известна половая стадия 41.
 41. Спорангии нитевидные 2. *P. afertile*.
 — Спорангии грушевидные, цилиндрические. 12. *P. elongatum*.

ДИАГНОЗЫ ВИДОВ, ОБНАРУЖЕННЫХ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

1. *Pythium acanthicum* Drechs., J. Wash. Acad. Sci., 20: 408, 1930.

Икон.: Drechsler, *Phytopathology*, 1939, 29: 391, fig. A—N; Middleton, *Mem. Torrey Bot. Club*, 1943, 20, 1: 108, fig. 13; Yu, Ma, *Mycosystema*, 1989, 2, fig. 1.

Гифы 2.5—8 мкм толщ. Спорангии интеркалярные, терминальные, иногда латеральные, мешковидные, сферические, часто в комплексах до 60 мкм дл.; прорастают зооспорами; циста 6—10 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, сферические, 15—25 мкм диам., оболочка шиповатая, шипы тупоконечные, до 4—5 мкм дл. и 2 мкм шир. в основании. Антеридии моноклинные, редко диклинные, 1(2) у оогония; антеридиальная клетка булабовидно вздутая, прямая или изогнутая, 10—15 мкм дл., 4—8 мкм шир., иногда с 1—2 перетяжками, соприкасается с оогонием всей боковой поверхностью или сильно расширяющейся верхушечной частью. Ооспора плеротическая, 12—22 мкм диам., с гладкой оболочкой 1—1.5 мкм толщ.; прорастает с образованием зооспор, реже ростковой трубкой (табл. I, 1).

В почве, на *Aster* sp. Известен на корнях, плодах, всходах многих высших растений, в частности на видах *Azalea*, на *Camellia* sp., *Carya illinoensis*, *Citrullus vulgaris*, *Cryptomeria japonica*, *Curcuma domestica*, *Dahlia* sp., *Hadyotis costata*, *Hebe* sp., *Hevea brasiliensis*, *Juniperus chinensis*, *Phaseolus vulgaris*, *Pinus* sp., *Pisum sativum*, на видах *Rosa*, на *Saccharum officinarum*, *Setcreasia* sp., *Solanum melongena*. Сильный патоген рассады томатов. Встречается также как микопаразит.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Англия, Нидерланды, Словакия, Чехия), Азия (Китай, Япония), Сев. Америка (США), Юж. Америка (Аргентина), Африка, Австралия.

Гриб хорошо растет на кукурузно-мучном и картофельно-глюкозном агарах. Зооспоры образуются при 15—20 °С, оогонии и антеридии при 25—28 °С. Скорость роста на кукурузно-мучном агаре при 25 °С не менее 25 мм.

От морфологически близких видов *P. mamillatum* и *P. oligandrum* отличается формой и размером оогониальных шипов, а также спорангиями и положением антеридия.

У *P. acanthicum* изучали химический состав и ультраструктуру гифальных оболочек (Sietsma et al., 1975).

2. *Pythium afertile* Kanouse et Humphrey, Pap. Mich. Acad. Sci. 8: 137—138. 1927.

Икон.: Kanouse, Humphrey, l.c. 1927, 8: 129, pl. 7, fig. 1—7 (iconotyp.).

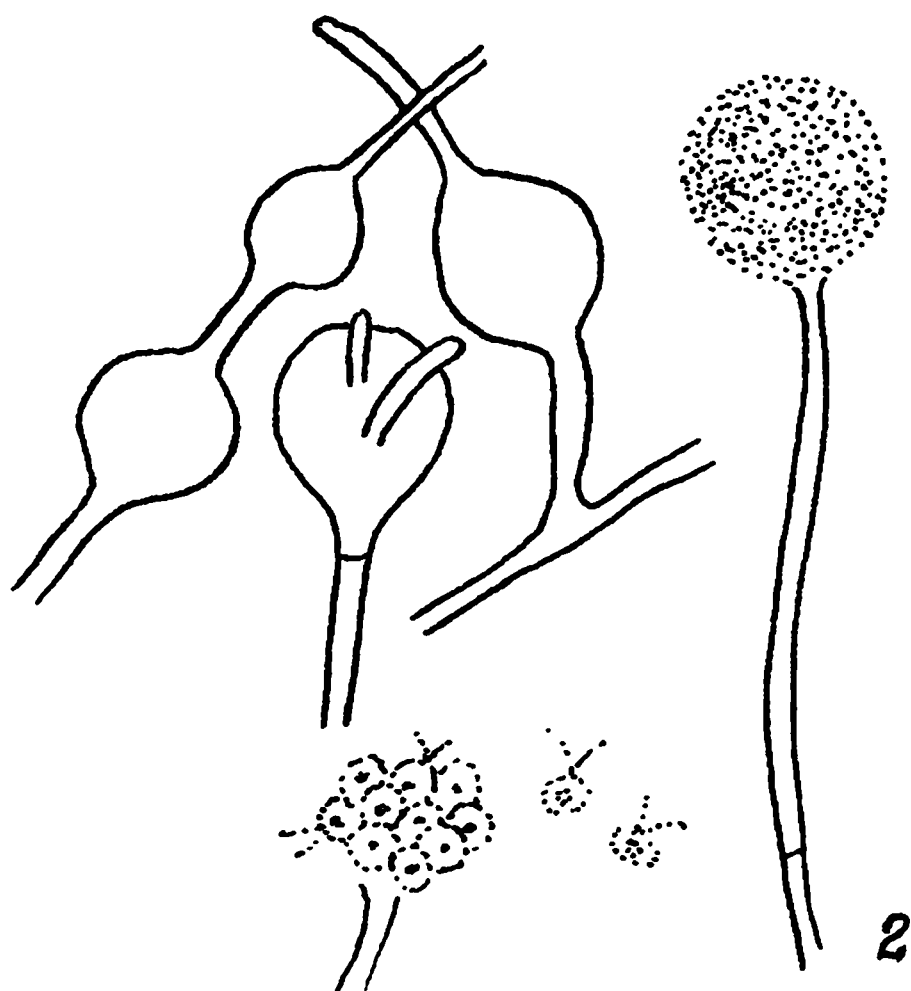
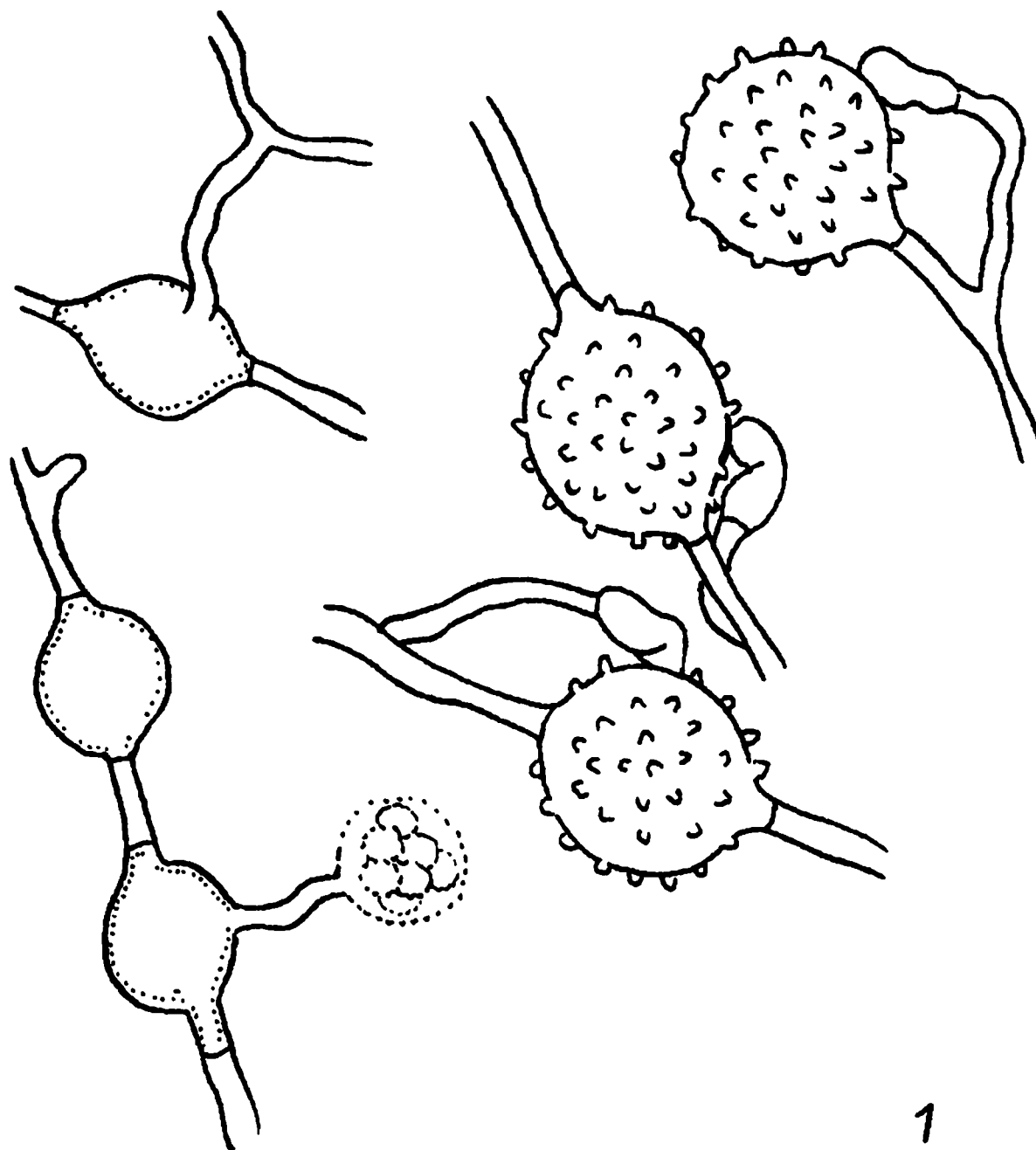


Таблица I

1 — *P. acanthicum* Drechs., 2 — *P. afertile* Kanouse et Humphrey (по: Kanouse, Humphrey, 1928).

Гифы 3—6 мкм толщ., старые с перегородками. Спорангии нитевидные, 300 мкм дл. и более, неразветвленные; прорастают зооспорами; циста 8—12 мкм диам. На гифах терминальные или интеркалярные шаровидные или эллипсоидальные вздутия 10—25 мкм диам., прорастающие гифой, которая позже может формировать зооспоры. Органы полового размножения не известны (табл. I, 2).

На *Chenopodium album*, в воде и почве. Известен на водорослях и высших растениях (*Gossypium* sp., *Oryza sativa*, *Saccharum officinarum*, *Viola* sp. и др.).

Европ. ч. (Моск.). — Европа (Германия, Нидерланды, Украина), Азия (Индия, Судан, Туркмения, Япония), Сев. Америка (США), Африка, Австралия.

Хотя упоминания о находках этого вида имеются в некоторых работах (Höhnk, 1956; Мещерякова, 1971; Benjamin, Slot, 1970; Watanabe, 1974, и др.), отсутствие половой стадии и недифференцированный нитевидный зооспорангий не просто затрудняют определение вида, но, по мнению Плаатс-Нитеринк (Plaats-Niterink, 1981), делают вид сомнительным.

У *P. afertile* изучали зооспорообразование (Agnihotri, Vaartaja, 1968).

3. *Pythium anandrum* Drechs., J. Wash. Acad. Sci. 20: 411. 1930.

Икон.: Drechsler, Phytopathology, 1939, 29: 391; Middleton, Mem. Torrey Bot. Club, 1943, 20, 1: 118, fig. 16; Plaats-Niterink, Stud. Mycol. 1981, 21, fig. 12.

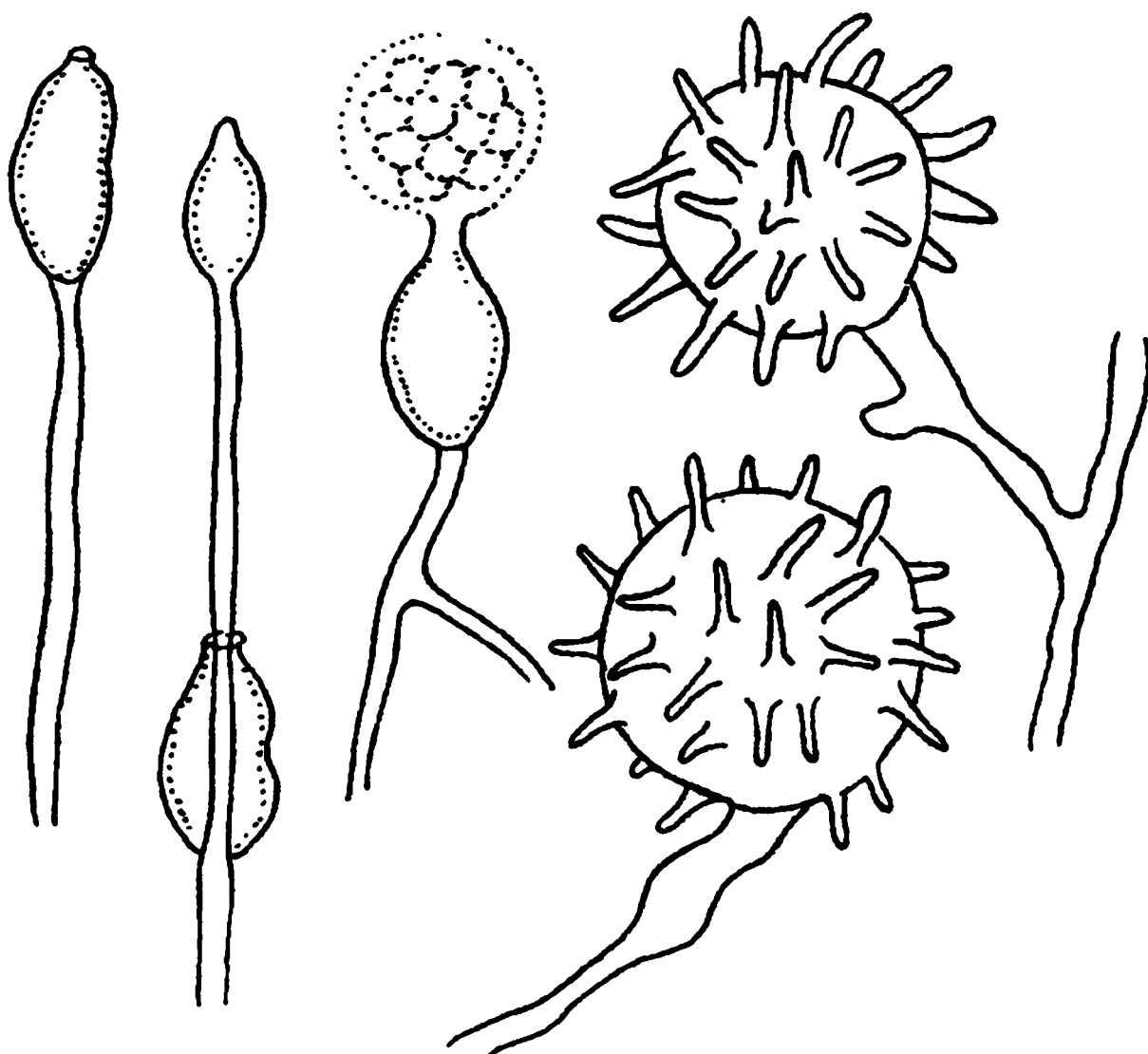
Гифы 2—8 мкм толщ. Спорангии терминальные, обычно на длинной ровной или разветвленной поддерживающей гифе, иногда располагаются сбоку от продолжающей рост гифы, удлинённые, эллипсоидальные, реже яйцевидные, с бугорком на вершине, 38—95 × 15—40 мкм, способные к пролиферации, вторичный спорангий обычно формируется на расстоянии от первого; прорастают с образованием зооспор; циста 12—14 мкм диам. Оогонии терминальные, сферические, 12—33 мкм диам., оболочка густошиповатая; шипы конусообразные, островершинные, 2—11 мкм дл., 2—4 мкм шир. в основании. Антеридии отсутствуют. Ооспора плеротическая [по Миддлтоу (Middleton, 1943), аплеротическая], 10—28 мкм диам., с гладкой оболочкой до 2 мкм толщ. (табл. II, 1).

В почве, под *Punica granatum*. Известен на корнях, всходах и плодах многих высших растений, в частности *Citrullus vulgaris*, *Cucumis sativus*; на корнях *Fragaria* sp., *Phaseolus vulgaris*, *Rheum rhaponticum*, *Spinacia oleacea*, *Rhododendron* sp.

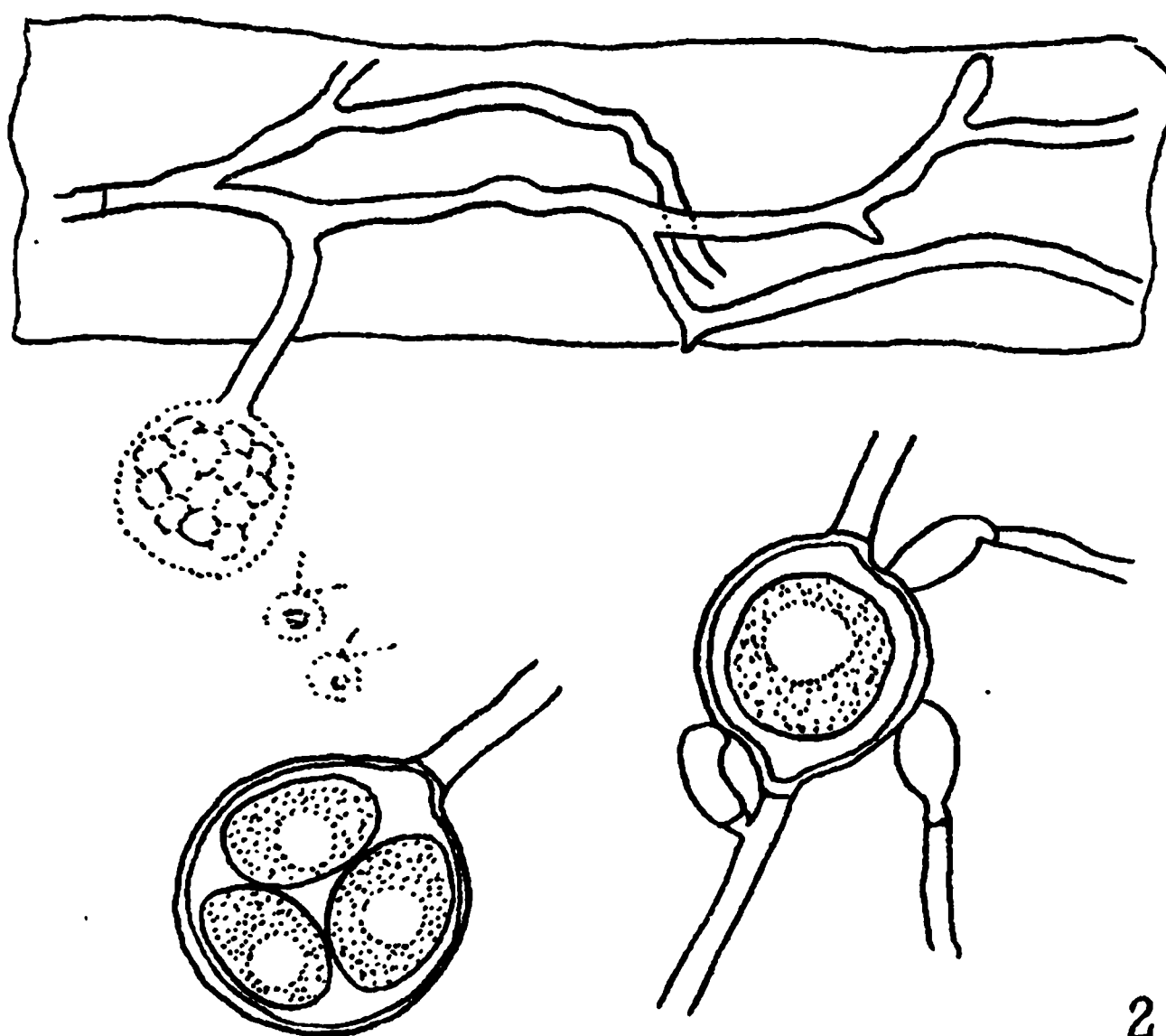
Европ. ч. (Лен.). — Европа (Англия), Азия (Туркмения), Сев. Америка (США), Австралия.

Гриб хорошо растет в культуре на картофельно-глюкозном и кукурузно-мучном агарах. Скорость роста на последнем при 25 °С 25 мм.

От морфологически близких видов с шиповатыми оогониями *P. echinulatum*, *P. mamillatum*, *P. megalacanthum* отличается пролиферирующими, лимоновидными, с бугорком на вершине спорангиями и, как правило, отсутствием антеридиев [однако в работе Уотерхауз (Waterhouse, 1967) описан изолят с антеридием 12 × 6 мкм].



1



2

Таблица II

1 — *P. anandrum* Drechs., 2 — *P. angustatum* Sparrow.

4. **Pythium angustatum** Sparrow, Ann. Bot. 45: 257. 1931.

Икон.: Sparrow, l.c., 1931, 45: 257, pl. 9, figs. 27—43 (iconotyp).

Гифы до 4 мкм толщ. Спорангии нитевидные, неотличимые от вегетативной гифы, прорастающие зооспорами; циста 6 мкм диам. Оогонии терминальные или интеркалярные, шаровидные, реже мешковидные, 13—27 мкм диам. Антеридии диклинные или моноклинные, 1—5 у оогония; антеридиальная клетка мешковидная, широко соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора одиночная, иногда до 4 в оогонии, аплеротическая, с гладкой оболочкой 1—1.8 мкм толщ. (табл. II, 2).

В воде, почве, в клетках *Spirogyra crassa*, на корнях земляники.

Европ. ч.: (Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Украина), Азия (Япония), Сев. Америка (США).

Гриб хорошо растет на морковном и картофельно-глюкозном агарах, образуя розеточные колонии, на кукурузно-мучном агаре колонии плоские, стелющиеся. Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °C 9 мм.

Бликие по морфологии виды — *P. adhaerens*, *P. diclinum*, *P. monospermum*, *P. tenue*.

5. **Pythium aphanidermatum** (Edson) Fitzp., Mycologia, 15: 168. 1923; *Rheosporangium aphanidermatum* Edson, 1915; *Pythium butleri* Subramaniam, 1919; *Nematosporangium aphanidermatum* (Edson) Fitzp., 1923; *N. butleri* (Subramaniam) Sideris, 1931; *N. aphanidermatum* var. *hawaiiense* Sideris, 1931; *N. aphanidermatum* (Edson) Jacz., 1931.

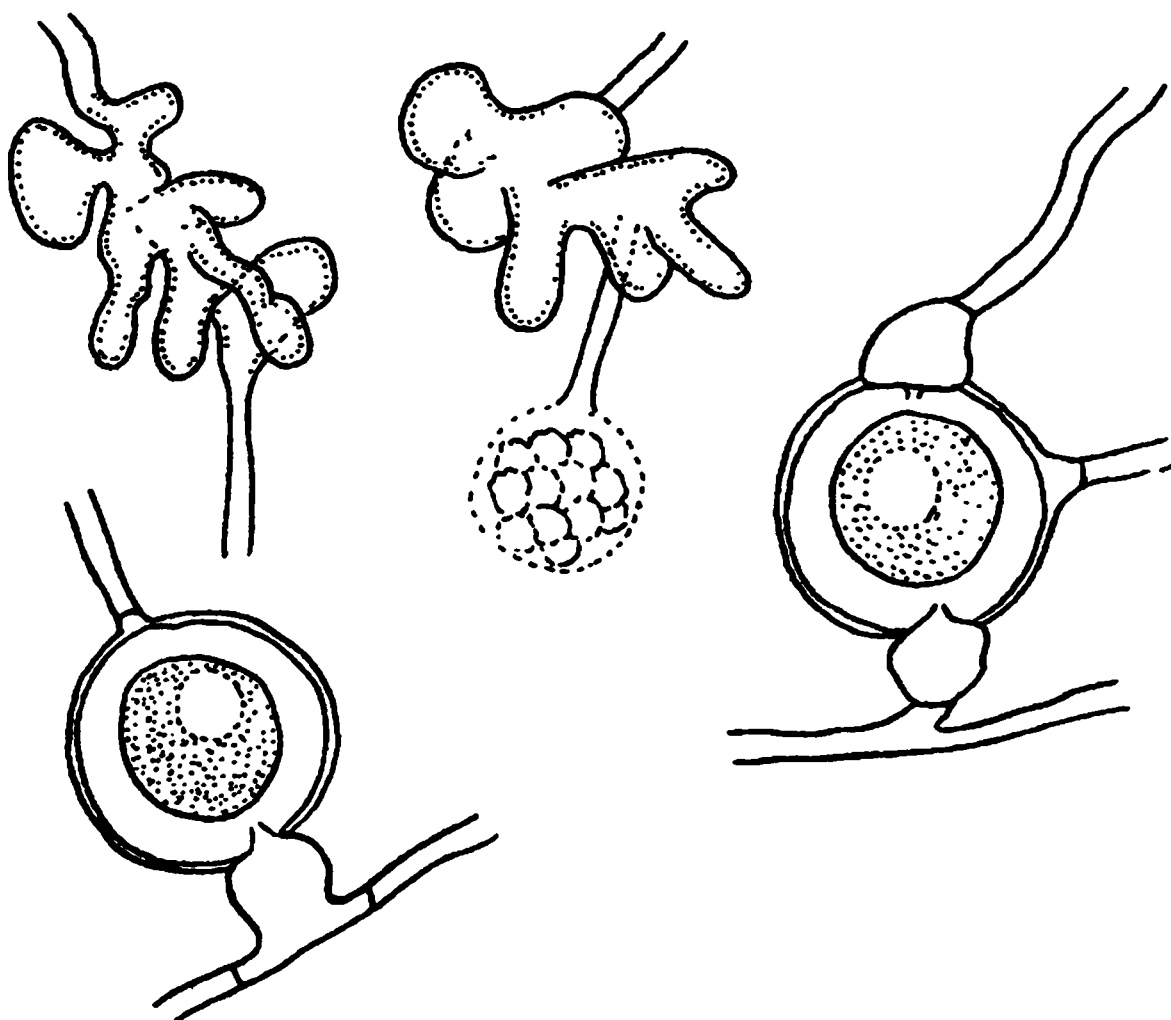
Икон.: Edson, J. Agr. Res. 1915, 4: 279, pls. 44—48; Matthews, Studies on the genus *Pythium*, 1931, pls. 12—13; Middleton, Mem. Torrey Bot. Club, 1943, 20, 1: 56, fig. 3; Yu, Ma, Mycosystema, 1989, 2: 34, fig. 5.

Гифы 2.5—8 мкм толщ. Спорангии мешковидно вздутые, разветвленные, расположены группами общим размером 50—1000 мкм дл., 4—20 мкм шир.; прорастают ростковой трубкой или зооспорами; циста 7.5—12 мкм диам. Оогонии терминальные, шаровидные, 20—25 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, иногда диклинные, интеркалярные, терминальные, мешковидные, бочонкообразные, цилиндрические, булабовидные, 1(2) у оогония. Ооспора аплеротическая, 18—22 мкм диам., с гладкой оболочкой 1—2 мкм толщ.; прорастает ростковой трубкой или с образованием зооспор (табл. III, 1).

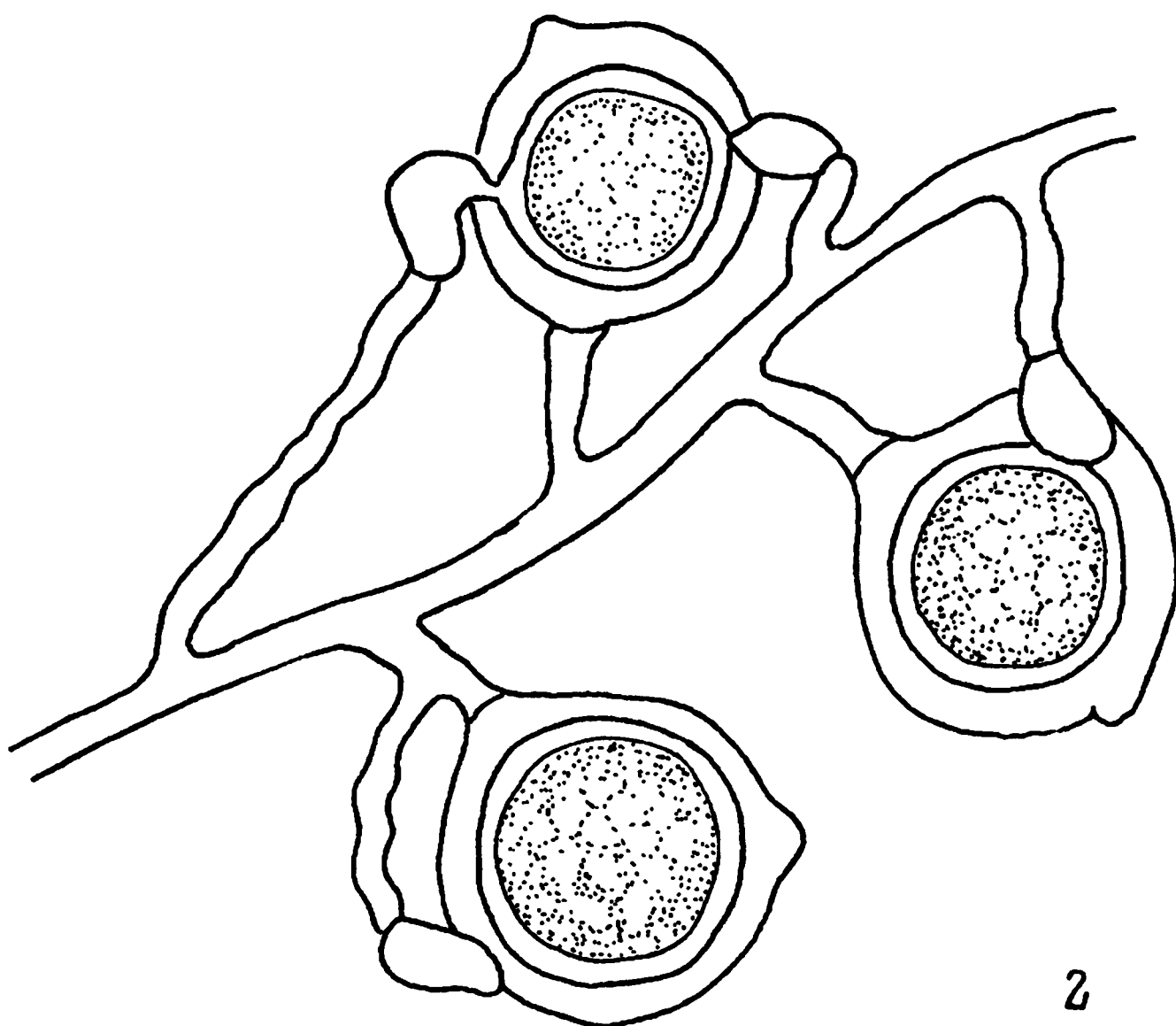
В почве, на многих видах высших растений.

Европ. ч. (Калужск., Краснодар., Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Австрия, Англия, Болгария, Греция, Италия, Польша, Словакия, Украина, Чехия), Азия (Азербайджан, Грузия, Израиль, Индия, Индонезия, Китай, Пакистан, Туркмения, Япония), Сев. Америка (Канада, США), Центр. Америка (Пуэрто-Рико), Юж. Америка (Аргентина, Бразилия, Венесуэла), Африка, Австралия.

Гриб хорошо растет на картофельно-глюкозном агаре. Колонии войлочные, на 4-е сутки покрывают всю поверхность агара в чашке Петри. Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °C 30 мм. Половое спороношение образуется на искусственных средах



1



2

Таблица III

1 — *P. aphanidermatum* (Edson) Fitzp., 2 — *P. aquatile* Höhnk.

довольно легко при температуре 20—35 °С. Бесполое спороношение формируется при перенесении мицелия гриба в стерильную воду с приманкой в виде семян конопли или мелких кусочков растений табака при 25—30 °С. Половое спороношение легко образуется в широком диапазоне температур — от 20 до 35 °С.

Дискутировался вопрос о сходстве вида с *P. butleri*. Последний описан в 1919 г. (Subramaniam, 1919). Фитцпатрик (Fitzpatrick, 1923) поддержал мысль об идентичности этих видов, высказанную ранее (Carpenter, 1921). Однако Митра (Mitra, 1927) пришел к выводу, что *P. aphanidermatum* и *P. butleri* близкие, но не идентичные виды. Годом позже (Mitra, Subramaniam, 1928) в результате серии перекрестных инокуляций плодов различных тыквенных растений было установлено, что это штаммы одного вида. В качестве синонима *P. butleri* рассматривался многими исследователями (Ramakrishna, 1929; Butler, Bisby, 1931; Middleton, 1943, Plaats-Niterink, 1981, и др.). Другая точка зрения — самостоятельность *P. butleri* (Drechsler, 1925; 1955; Kouyeas, Kouyeas, 1963.). Различие между *P. aphanidermatum* и *P. butleri* Дрекслер, например, обосновывал неодинаковыми размерами оогониев и ооспор, более сложной формой спорангиев у *P. butleri* и, кроме того, способностью ооспор *P. butleri* прорасти с образованием зооспор, а не ростковой трубкой, что свойственно *P. aphanidermatum*. Мидлтон (Middleton, 1943), придерживаясь мнения тех исследователей, которые считали, что размеры органов полового размножения, приводимые Дрекслером для этих видов, не столь уж различны, чтобы на их основании разделять виды, полагал все-таки нужным выделить форму, обладающую крупными оогониями и ооспорами и более разветвленными и крупными спорангиями. При изучении некоторых видов *Pythium* серологическими методами (Krywienczyk, Dorworth, 1980) оказалось, что *P. butleri* и *P. aphanidermatum* по многим параметрам сходны между собой и отличаются от остальных исследованных видов.

Установленные нами у *P. aphanidermatum* пределы изменчивости размеров оогониев и ооспор и относительное разнообразие простых и сложных спорангиев при культивировании этого гриба на разных средах и при различной температуре (Пыстина, 1974) дают основание согласиться с мнением Мидлтона о том, что популяции с более крупными органами спороношения можно было бы дифференцировать, но не на уровне вида, а как разновидность или форму.

У *P. aphanidermatum* изучали факторы, влияющие на рост гриба *in vivo* и *in vitro* (Luna, Hine, 1964; Singh, Pandey, 1965, 1966; Trujillo, Marcley, 1967; Kumar, Grover, 1967; Rawla et al., 1979), образование зооспор (Sen, Srivastava, 1968; Yung, 1970, 1974; McCarter, Littrell, 1973), ооспор (Adams, 1971; Flowers, Littrell, 1972; Schmitthenner, 1972; Stanghellini, Burr, 1973a, 1973b; Stanghellini, Russell, 1973; Ayers, Lumsden, 1975; Ruben et al., 1980), генетику (Seshardi, Payak, 1970; Dennett, Stanghellini, 1977), ультраструктуру (Seshardi et al., 1964; Kobayashi, Akai, 1974a, 1974b; Ruben, Stanghellini, 1978).

6. **Pythium aquatile** Höhnk, Veröff. Inst. Meeresf. Bremerh. 2: 94. 1953.

Икон.: Plaats-Niterink, Stud. Mycol. 1981, 21: 38, fig. 15; Yu, Ma, Mycosystema, 1989, 2, fig. 6.

Гифы 4—6 мкм толщ. Спорангии нитевидные, с эмиссионной трубкой до 200 мкм дл.; циста 10 мкм диам. Оогонии терминальные, очень редко интеркалярные, тогда возникают группой, вблизи друг друга, шаровидные, 20—25 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии булабовидные, клювовидные, 1(2) у оогония, соприкасаются с оогонием верхушечной частью, моноклинные; антеридиальная ветвь, как правило, короткая, возникает на оогонии на расстоянии 2—10 мкм от оогония. Ооспора аплеротическая, 16—20 мкм диам., с гладкой оболочкой 2—3 мкм толщ. (табл. III, 2).

В воде, на коловратках. Известен в почве, на *Chamaecyparis* sp., *Cyphomandra betacea*, *Eucalyptus* sp., *Hebe* sp., *Lycopersicon esculentum*, *Neopanax* sp., *Prunus tomentosa*, *Saintpaulia ionantha*, *Thrytomene calycina*. Вид обнаружен в сточных водах гальванического производства (Somashekar et al., 1982).

Европ. ч. (дельта р. Волги). — Европа (Германия, Нидерланды), Азия (Индия, Китай).

При культивировании на картофельно-морковном агаре скорость роста при 25 °C 17 мм.

От близких по морфологии видов с нитевидными спорангиями и аплеротическими ооспорами (*P. adhaerens*, *P. coloratum*, *P. diclinum*, *P. dissotocum*, *P. myriotylum*) отличается моноклинным антеридием.

7. **Pythium arrhenomanes** Drechs., Phytopathology, 18: 874. 1928; *Nematosporangium arrhenomanes* (Drechs.) Sideris, 1931; *N. arrhenomanes* var. *hawaiiense* Sideris, 1931; *N. epiphanosporon* Sideris, 1931; *N. hyphalosticton* Sideris, 1931; *N. leucosticton* Sideris, 1931; *N. leiohyphon* Sideris, 1931; *N. polyandron* Sideris, 1931; *N. rhizophthoron* Sideris, 1931; *N. spaniogamon* Sideris, 1931; *N. thysanohyphalon* Sideris, 1931; *Pythium arrhenomanes* Drechs. var. *canadense* Vanterpool et Truscott, 1932; *P. arrhenomanes* Drechs. var. *philippinense* Roldan, 1932;

Икон.: Drechsler, Phytopathology, 1942, 32: 327; Plaats-Niterink, Stud. Mycol. 1981, 21, fig. 17.

Гифы 2—6 мкм толщ., встречаются аппрессории. Спорангии мешковидно вздутые, лопастные, в комплексе, прорастают зооспорами; циста 12 мкм диам. Оогонии терминальные, реже интеркалярные, шаровидные, 25—35 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, по 8 и более у оогония, на одной антеридиальной ветви формируется до 4 антеридиальных клеток, клювовидно изогнутых, соприкасающихся с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора плеротическая, 23—33 мкм диам., с гладкой оболочкой до 2 мкм толщ. (табл. IV, 1).

В почве. Известен на многих видах высших растений, особенно патогенен на злаках (*Triticum*, *Zea*, *Saccharum*, *Sorghum*).

Европ. ч. (Краснодар). — Европа (Болгария, Италия), Азия (Китай), Сев. Америка (Канада, США), Юж. Америка (Бразилия).

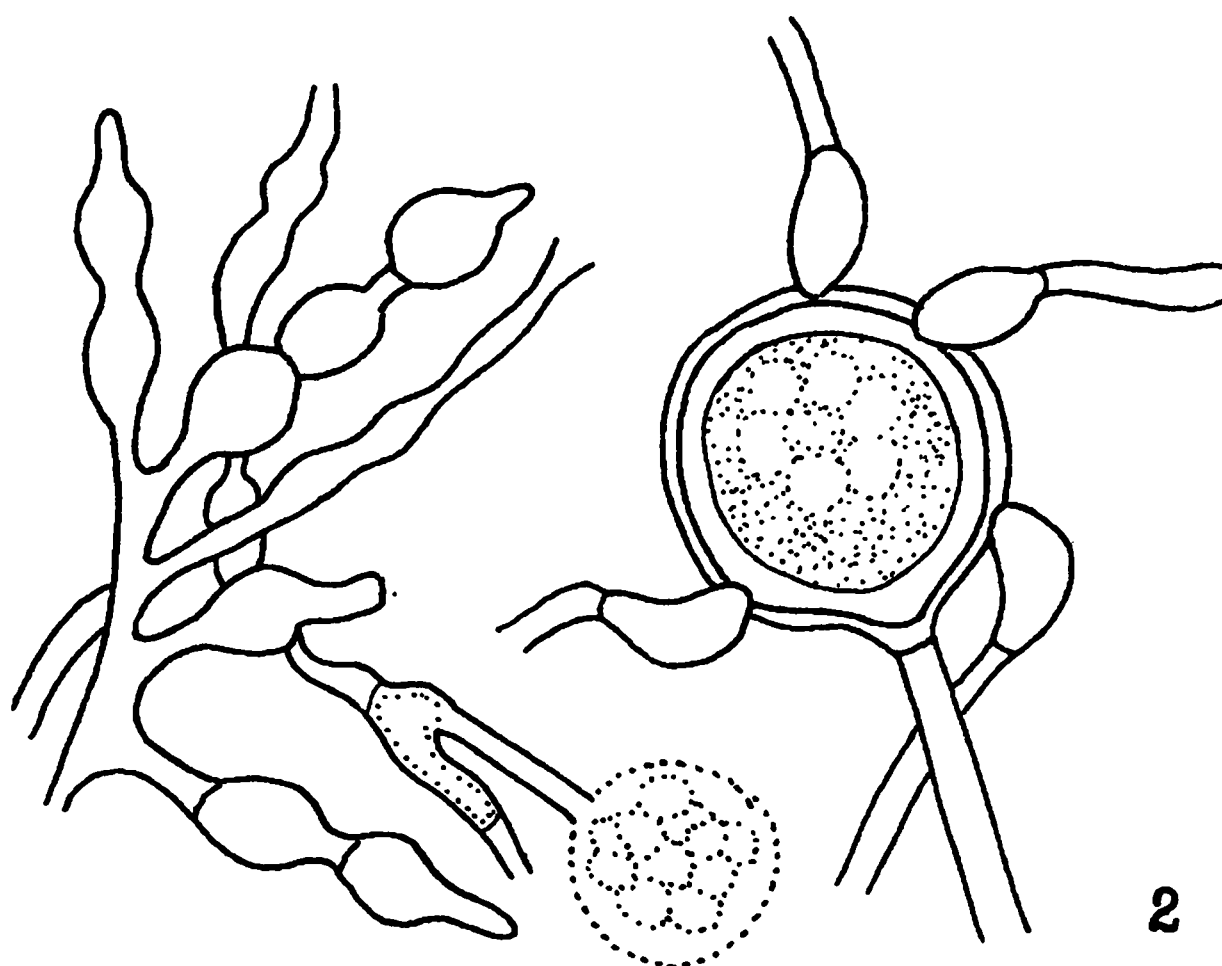
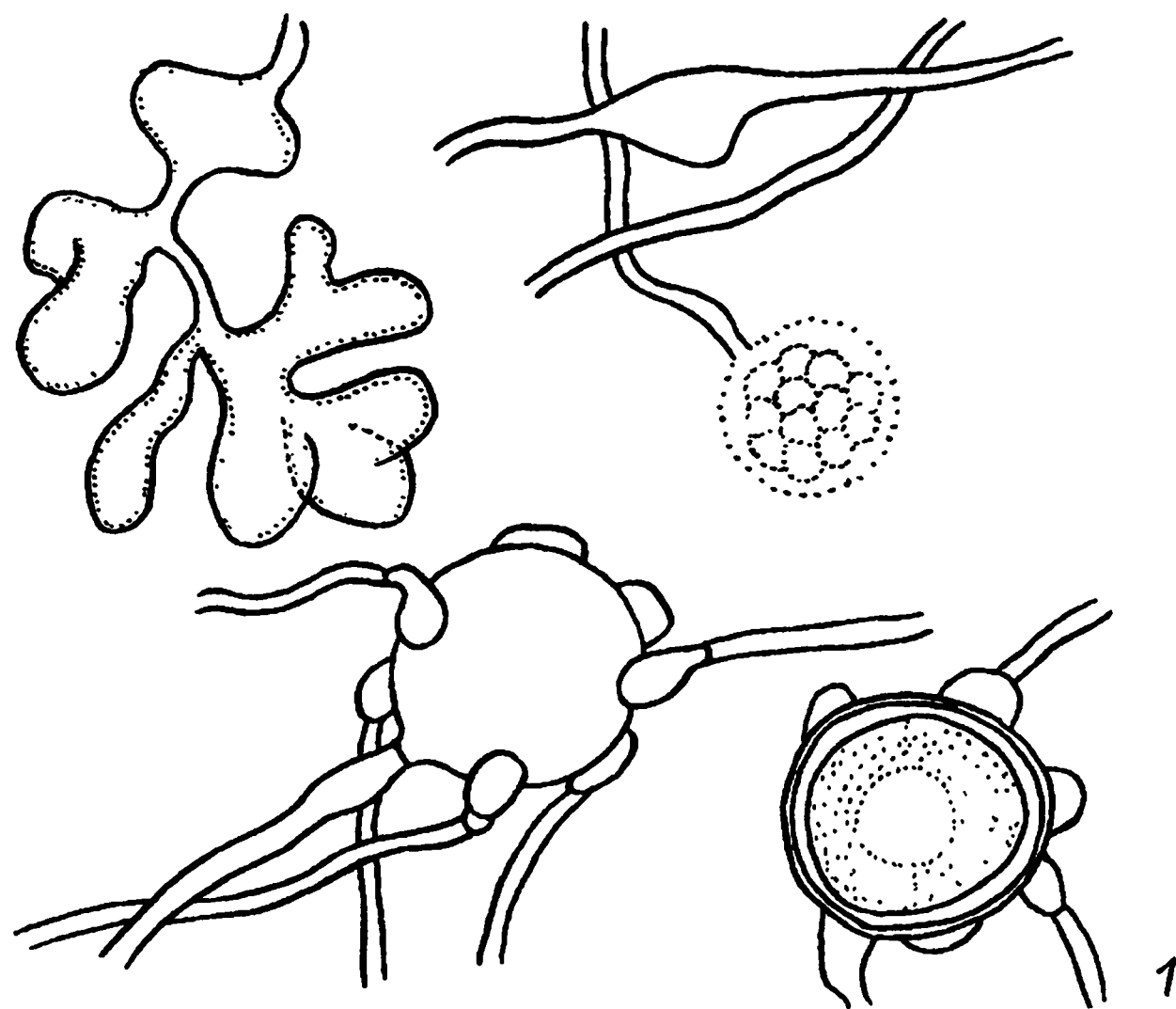


Таблица IV

1 — P. arrhenomanes Drechs., *2 — P. catenulatum* Matthews (по: Matthews, 1931).

Гриб хорошо растет на кукурузно-мучном и морковном агарах. Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °С 23 мм. Зооспоры образуются при 20 °С.

При культивировании у гриба наблюдается значительное разнообразие в размерах оогония, толщине оболочки ооспоры, количестве антеридиев у оогония, времени формирования половой и бесполой репродукций. На основании этих признаков Сидерисом (Sideris, 1931) были выделены 8 новых видов и 1 разновидность, которые позже стали рассматривать как синонимы *P. arrhenomanes* (Rands, Dopp, 1934; Middleton, 1943).

От близких по морфологии видов *P. aristosporum* и *P. graminicola* отличается большим количеством диклинных антеридиев. Морфологическое сходство *P. arrhenomanes* и *P. graminicola* вызывает интерес к их физиологии, генетике и ультраструктуре. Данные этих исследований подтверждают самостоятельность видов (Chen et al., 1991, 1992; Chen, Ноу, 1992, 1993). Изучали антагонизм актиномицетов, бактерий и некоторых грибов по отношению к *P. arrhenomanes* (Johnson, 1952; Johnson, Wheeler, 1952; Luke, Connell, 1954).

8. *Pythium catenulatum* Matthews, Studies on the genus *Pythium*: 47. 1931.

Икон.: Matthews, l.c. 1931, pls. 10—11 (iconotyp.); Yu, Ma, Mycosystema, 1989, 2, fig. 9.

Гифы 2—4 мкм толщ. Спорангии представляют собой боковые неправильно-мешковидные вздутия на мицелии; прорастают зооспорами; циста 8—9 мкм диам. Встречающиеся гифальные вздутия округлые, 10—20 мкм диам., расположены часто по 3—8 в цепочке; прорастают 1—3 ростковыми трубками. Оогонии терминальные, реже интеркалярные, сферические, 19—30 мкм диам., с гладкой оболочкой, в одиночных культурах формируются редко. Антеридии диклинные, 4—7(12) у оогония; антеридиальная ветвь часто разветвляется вблизи оогония; антеридиальная клетка клювовидно изогнутая, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора чаще плеротическая, одиночная (иногда 2 в оогонии), с гладкой оболочкой около 1.5 мкм толщ. (табл. IV, 2).

В почве, воде. Известен на проталлиях *Ceratopteris*, *Todea*, *Equisetum*, на многих видах высших растений.

Европ. ч. (Лен., Моск.). — Европа (Англия, Бельгия, Германия, Нидерланды, Украина, Франция), Азия (Индия, Китай, Ливан, Япония), Сев. Америка (Канада, США), Юж. Америка (Аргентина), Африка (Египет), Австралия.

Ближние по морфологии виды — *P. perniciosum* и *P. arrhenomanes*.

P. catenulatum один из гетероталлических видов, известных в этом роде. Гриб хорошо растет на агаризированных средах, но органы полового размножения образуются не часто, преимущественно при культивировании совместно нескольких штаммов. Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °С 14 мм.

9. **Pythium dictyosporum** Racib., Bull. Acad. Int. Sci. Cracovie: 283—287. 1891; emend. Sparrow, 1931; *Nematosporangium dictyosporum* (Racib.) Schroet., 1895; *N. dictyosporum* (Racib.) Jacz., 1931 (ut «*dictyospermum*»).

Икон.: Matthews, Studies on the genus *Pythium*, 1931: 36, pl. 5; Sparrow, Mycologia, 1931, 23, pl. 20.

Гифы 2—4 мкм толщ., с аппрессориями и мешковидными вздутиями. Спорангии нитевидные, прорастающие зооспорами; циста 6—10 мкм диам. Оогонии терминальные, сферические, с гладкой тонкой оболочкой. Антеридии диклинные, редко моноклинные, 1—2 у оогония; антеридиальная клетка булавовидная, изогнутая, 20 мкм дл., 8 мкм шир., соприкасается с оогонием небольшой верхушечной клювовидной частью. Ооспора аплеротическая, если округлая, то 11—24 мкм диам., продолговатая 19—21 × 10—13 мкм, с толстой структурной оболочкой; прорастает с образованием спорангия с небольшим количеством зооспор (табл. V, 1).

В воде, на *Spirogyra* sp. Известен на водорослях *Oedogonium* sp., *Rhizoclonium* sp., *Tolypothrix* sp. При инокуляции поражает *Cucumis sativus*.

Европ. ч. (Лен., Смол.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Польша, Франция), Сев. Америка (США).

В культуре гриб растет на половинках конопляных семян в стерильной воде. Отношение к температуре: min 5, opt 20—25, max 30 °C.

Вид легко отличается по структурной оболочке ооспоры. В этом роде ооспора с негладкой оболочкой встречается еще у *P. pythioides*, у которого в отличие от *P. dictyosporum* сферические спорангии, а также у *P. perniciosum*, у которого нередки ооспоры с гладкой оболочкой.

Разностороннее изучение вида проведено Сперроу (Sparrow, 1931).

10. **Pythium dissotocum** Drechs., J. Wash. Acad. Sci. 20: 402. 1930; *P. araiosporum* Sideris, 1932; *P. oryzae* S.Ito et Tokunaga, 1933; *P. periginosum* Sparrow, 1936.

Икон.: Drechsler, Phytopathology, 1940, 30: 189; Middleton, Mem. Torrey Bot. Club, 1943, 20, 1: 29, fig. 2; Plaats-Niterink, Stud. Mycol. 1981, 21, fig. 27.

Гифы 1.5—7 мкм толщ., иногда с аппрессориями. Спорангии нитевидные, расширяющиеся, одиночные или разветвленные, образующие комплексы, прорастающие ростковой трубкой или зооспорами; циста 8—13 мкм диам. Оогонии терминальные, иногда интеркалярные или латеральные, сферические, с бугорком, 19—25 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, редко диклинные, 1—5 у оогония; антеридиальная ветвь иногда отсутствует, тогда антеридий сидячий, возникает сразу под оогонием; антеридиальная клетка булавовидная, изогнутая, 6—16 мкм дл., 5—8 мкм шир., соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, иногда почти плеротическая, 11—27 мкм диам., бесцветная или желтоватая, с гладкой оболочкой 1—3 мкм толщ. (табл. V, 2).

В почве, воде. Известен на корнях высших растений из родов *Beta*,

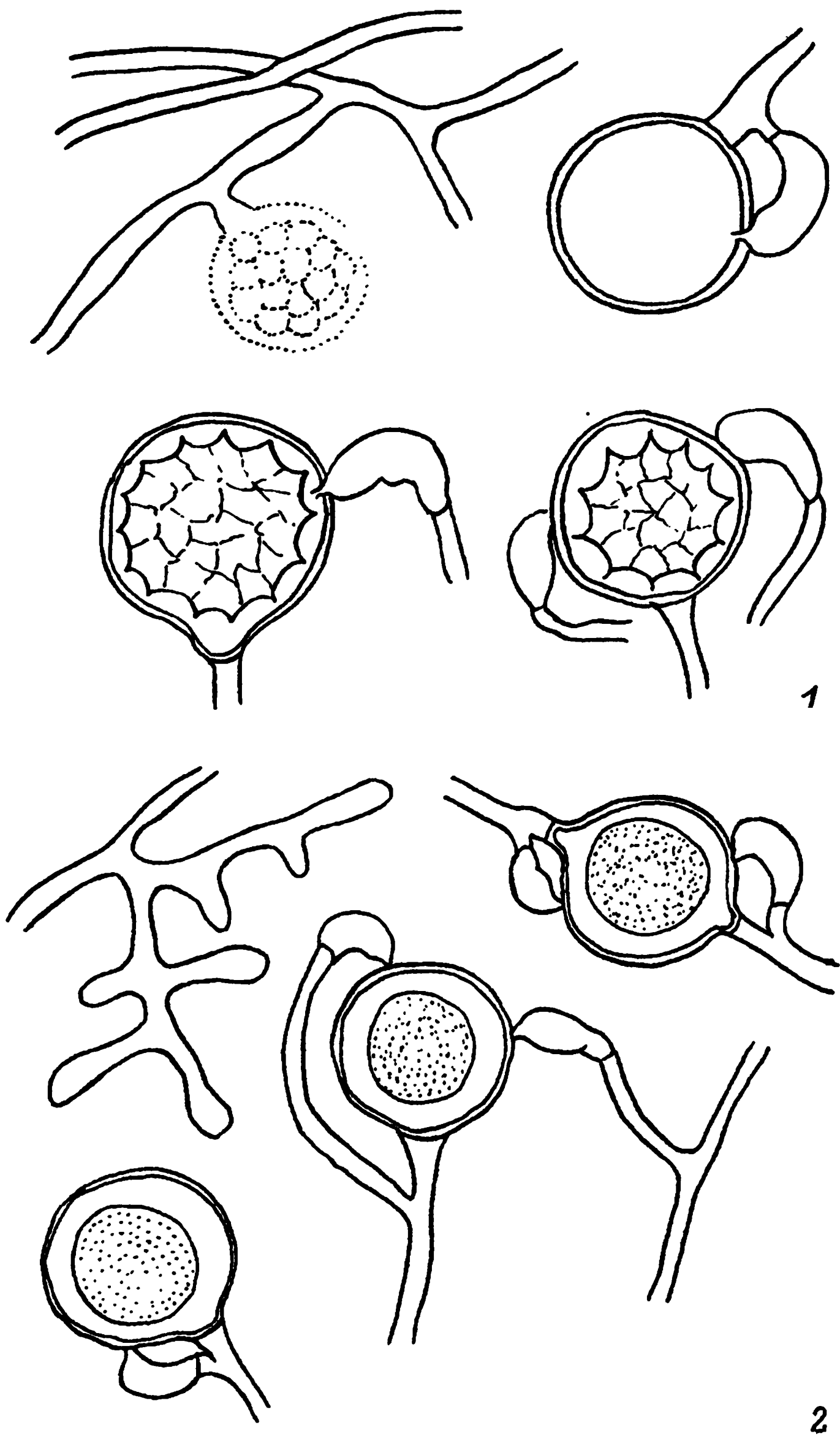


Таблица V

1 — P. dictyosporum Racib., *2 — P. dissotocum* Drechs.

Fragaria, Iris, Hyacinthus, Lactuca, Lupinus, Medicago, Phaseolus, Pilea, Pisum, Saccharum, Spinacia, на *Citrus nobilis, Oryza sativa*.

Европ. ч. (Моск.). — Европа (Англия, Исландия, Нидерланды, Украина), Азия (Китай, Ливан, Япония), Сев. Америка (США), Австралия.

Гриб растет на картофельно-глюкозном и кукурузно-мучном агарах, почти не образуя воздушного мицелия. Зооспоры формируются при 5—20 °С. Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °С 13 мм.

Вид морфологически похож на *P. paroescandrum*, *P. pulchrum*, *P. ultimum*, у которых тоже встречаются моноклинные сидячие антеридии, но отличается от них нитевидными, а не сферическими спорангиями. От *P. perniciosum* отличается отсутствием цепочек гифальных вздутий, от *P. tenue* — утолщенной оболочкой ооспоры.

У *P. dissotocum* изучали целлюлолитическую активность (Berner, Champman, 1977).

11. *Pythium echinulatum* Matthews, Studies on the genus Pythium: 101. 1931.

Икон.: Matthews, l.c., 1931, pls. 27—28 (iconotyp.); Plaats-Niterink, Stud. Mycol. 1981, 21, fig. 28.

Гифы 2—8 мкм толщ. Спорангии терминальные, интеркалярные, часто расположены по 3—4 в цепочке, сферические, цилиндрические, 10—30 мкм диам., прорастающие зооспорами или ростковой трубкой. Оогонии терминальные, интеркалярные, сферические, 14—30 мкм диам., с шиповатой оболочкой; шипы конусовидные, 2—5(—11) мкм дл. Антеридии гипогинные, моноклинные, 1—4 у оогония. Ооспора аплеротическая или плеротическая, иногда 2 в оогонии, с гладкой оболочкой до 2 мкм толщ. (табл. VI, 1).

В воде. Известен в почве и на видах *Fragaria, Viola*.

Европ. ч. (Карелия). — Европа (Англия, Исландия, Нидерланды, Франция, Украина), Азия (Грузия, Индия, Япония), Сев. Америка (США), Австралия.

Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °С 12 мм. Зооспоры образуются в водной культуре на половинках семян конопли при 16 °С.

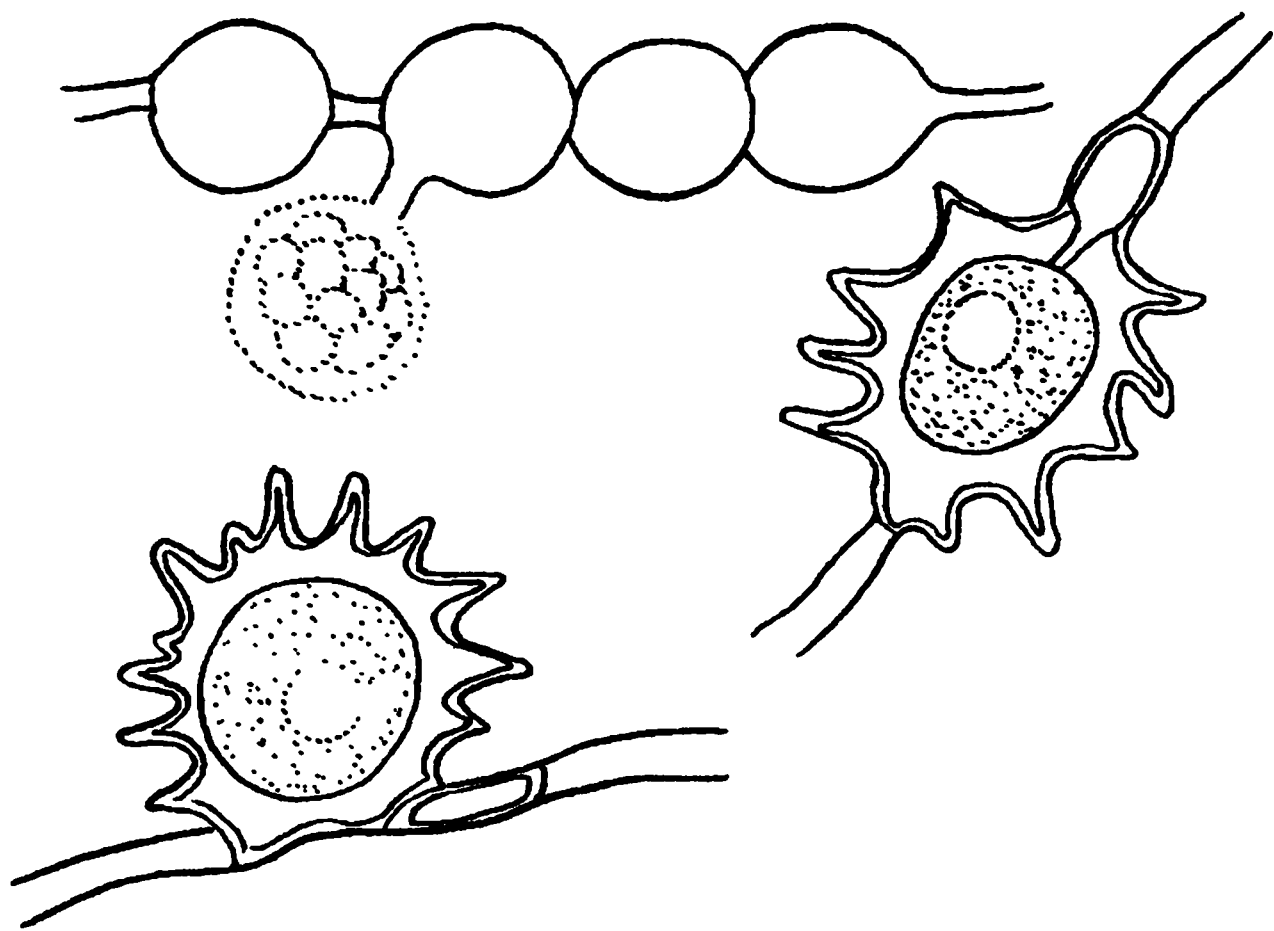
От видов с шиповатой оболочкой оогония *P. echinulatum* отличается наличием гипогинных антеридиев и цепочками спорангиев.

12. *Pythium elongatum* Matthews, Studies on the genus Pythium: 106. 1931.

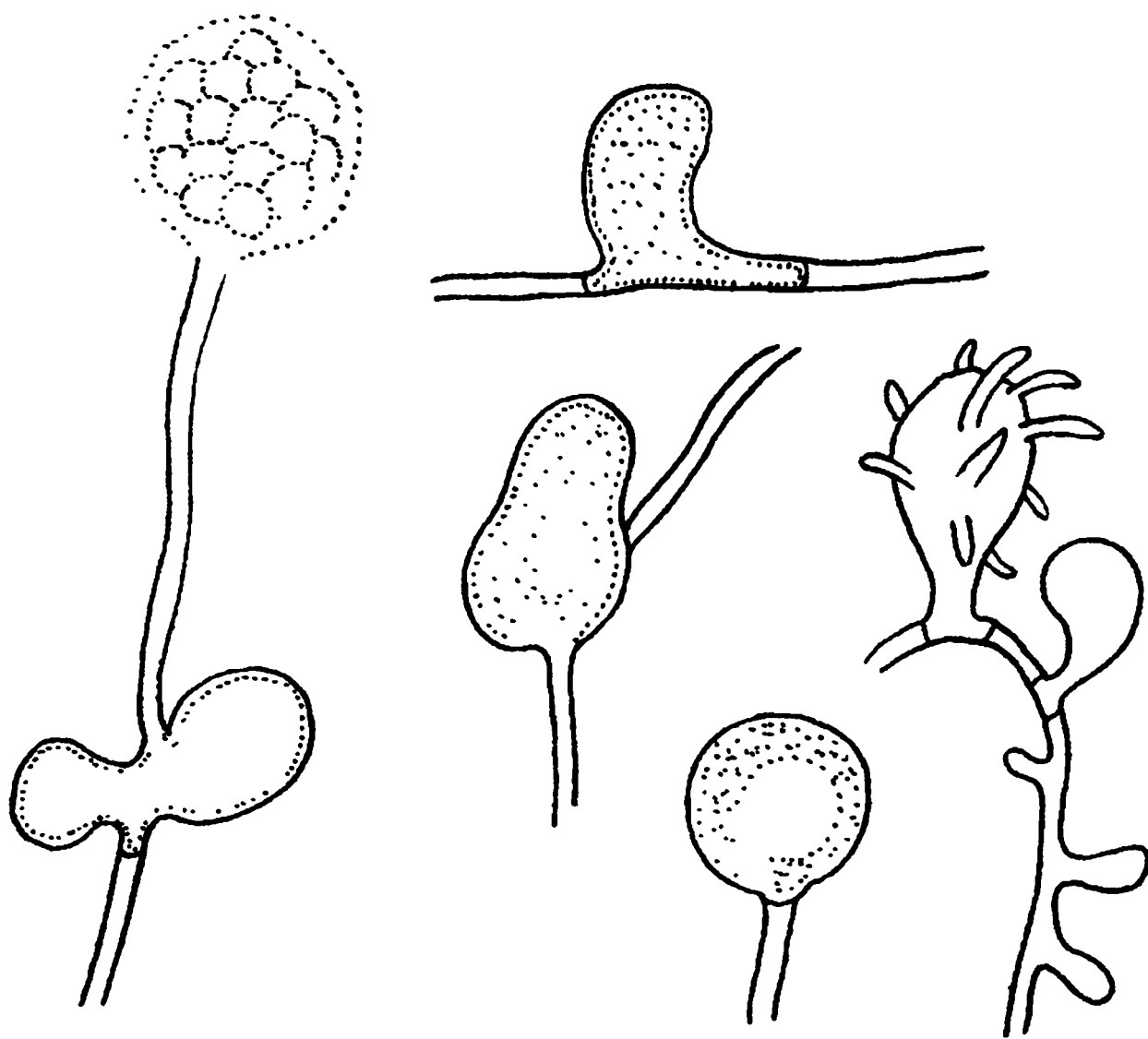
Икон.: Matthews, l.c., 1931: 108, pl. 29 (iconotyp.); Yu, Ma, Mycosystema, 1989, fig. 16.

Гифы 2—4 мкм толщ., с крупнозернистым содержимым. Спорангии интеркалярные, терминальные, сферические, 12—50 мкм диам., грушевидные, мешковидные, изогнутые, цилиндрические, до 65 мкм дл., прорастают ростковой трубкой или зооспорами; эмиссионная трубка всегда очень длинная. Органы полового размножения не известны (табл. VI, 2).

В почве. Известен в воде и на корнях *Saccharum officinarum*.



1



2

Таблица VI

1 — P. echinulatum Matthews, *2 — P. elongatum* Matthews (по: Matthews, 1931).

Европ. ч. (Моск.). — Европа (Англия, Германия), Азия (Ирак, Индия, Китай), Сев. Америка (США).

Своеобразная форма спорангиев и длинная эмиссионная трубка позволяют отличить по морфологии этот вид от других видов *Pythium*, у которых также не известна половая стадия размножения.

13. ***Pythium gracile*** Schenk, Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, 9: 12—31. 1859; *P. reptans* d By., 1860; *Nematosporangium gracile* (Schenk) Schroet., 1879; *N. gracile* (Schenk) Jacz., 1931.

Икон.: Schenk, l.c. 1859, 9: 12, pl. 1, figs. 1—6 (iconotyp.); Matthews, Studies on the genus *Pythium*, 1931: 30, pl. 3.

Гифы 1—5.5 мкм толщ. Спорангии нитевидные, неотличимые от вегетативной гифы, прорастают зооспорами; циста 4—8 мкм диам. Оогонии терминальные, редко интеркалярные или латеральные, яйцевидные, 14—27 мкм диам., с гладкой оболочкой или с бугорком. Антеридии диклинные, 1—2 у оогония. Ооспора аплеротическая, 12—20 мкм диам., с гладкой оболочкой 2 мкм толщ. (табл. VII, 1).

В воде. Известен в клетках водорослей родов *Spirogyra*, *Cladophora*, *Ulotrix*, а также на *Bangia atro-purpurea*, *Colocasia antiquorum*, *Gossypium* sp., *Oryza sativa*, *Ricinus communis*, *Triticum aestivum*, *Xanthosoma sagittifolium*, *Zingiber officinale*. Указан, как патоген млекопитающих, в частности лошадей (Hutchins, Johnston, 1972).

Европ. ч. (Лен.). — Европа (Англия, Бельгия, Болгария, Германия, Дания, Италия, Украина, Франция), Азия (Азербайджан, Индия, Япония), Сев. Америка (США), Арктика, Африка.

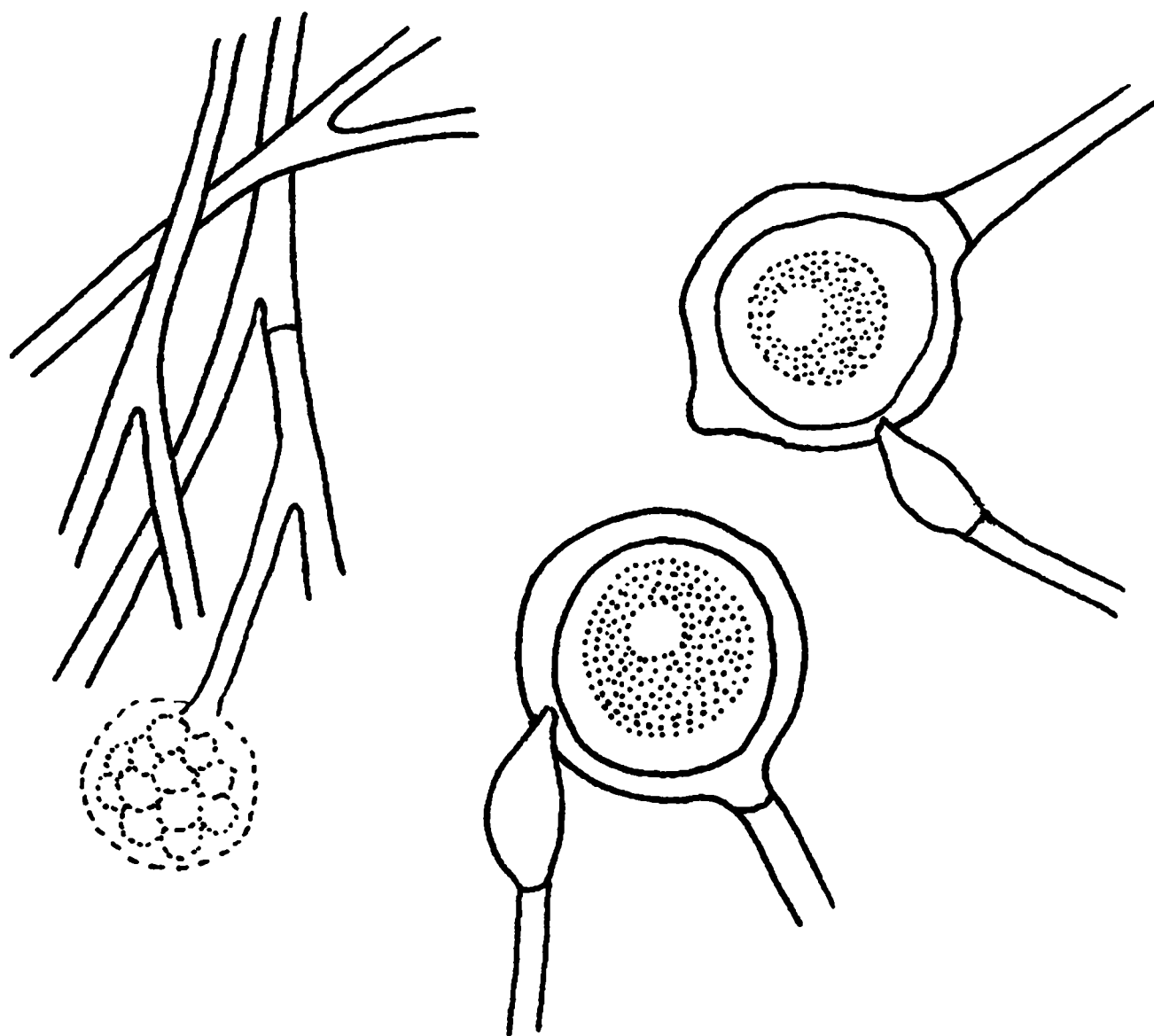
Один из гетероталличных видов. Половое спороношение образуется редко. Бесполоая стадия размножения морфологически неотличима почти от всех видов с нитевидными спорангиями. Вид трудно дифференцировать. Плаатс-Нитеринк (Plaats-Niterink, 1981) относит его к группе сомнительных видов.

У *P. gracile* изучали факультативный паразитизм на *Spirogyra* sp.: влияние патогена на водоросль, способ заражения и развитие в клетках хозяина (Beck, Erb, 1984).

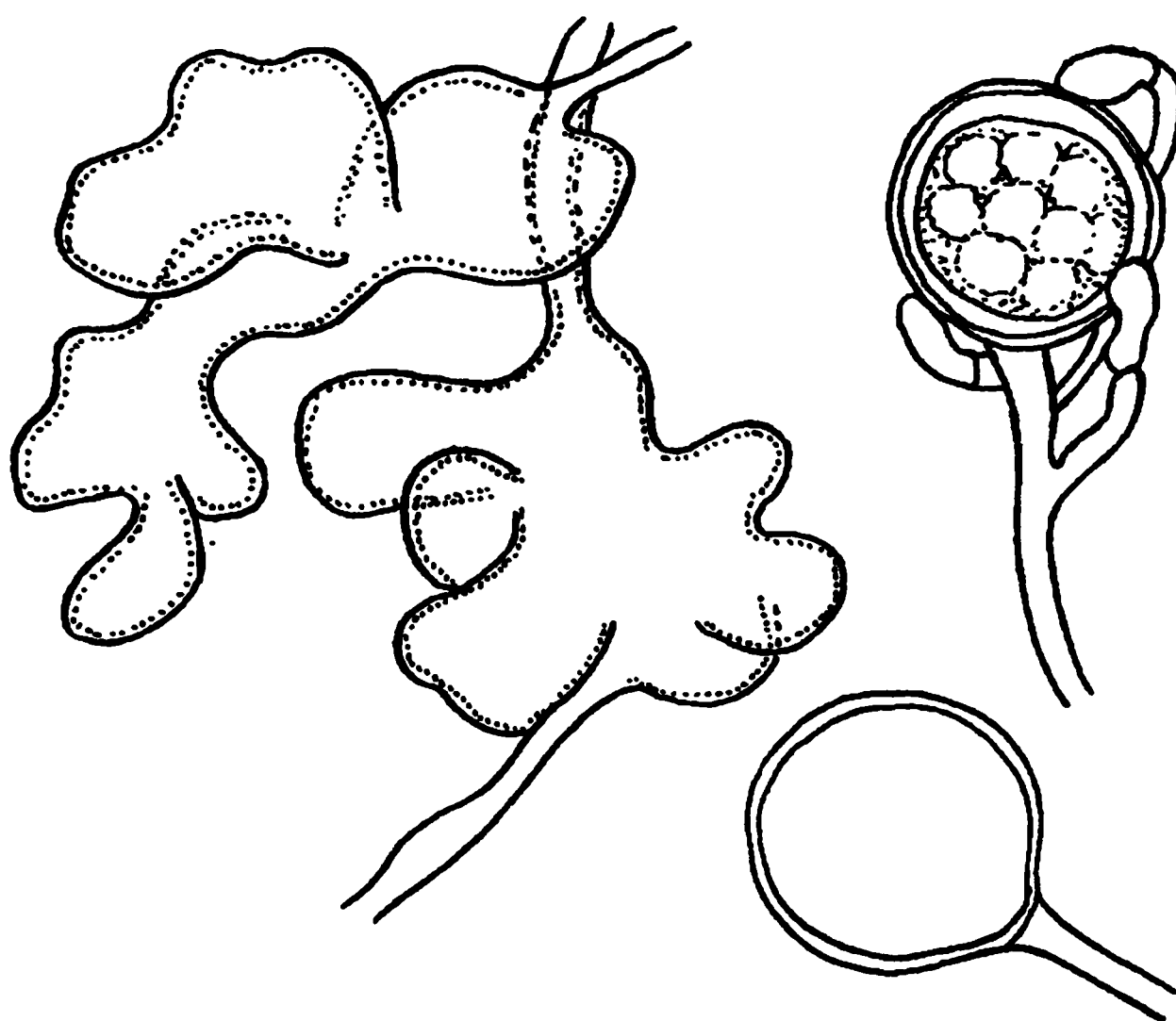
14. ***Pythium graminicola*** Subramaniam, Bull. Agr. Res. Inst. Pusa, 177: 5. 1928 (ut «*graminicum*»); *P. graminicola* var. *stagni* Höhnk, 1953.

Икон.: Subramaniam, l.c. 1928, 177, fig. 1 (iconotyp.); Matthews, Studies on the genus *Pythium*, 1931, pls. 14—15; Plaats-Niterink, Stud. Mycol. 1981, 21, fig. 31; Yu, Ma, Mycosystema, 1989, 2, fig. 17.

Гифы 2.5—7 мкм толщ., аппрессории сферические или неправильной формы. Спорангии терминальные, интеркалярные, неравномерно вздутые, разветвленные, мешковидные, в комплексах; прорастают зооспорами; циста 8—11 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, сферические, 16—36 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, редко диклинные, 3—6 у оогония; антеридиальная ветвь может быть длинной; антеридиальная клетка булабовидная, иногда по 2 на одной ветви, соприкасается с оогонием своей плоской вершиной.



1



2

Таблица VII

1 — *P. gracile* Schenk, 2 — *P. graminicola* Subramaniam.

Ооспора плеротическая, бесцветная или коричневатая, с гладкой оболочкой до 3 мкм толщ. (табл. VII, 2).

В почве, на корнях *Hordeum vulgare*. Известен на многих злаках, а также на видах *Allium*, *Ananas*, *Curcuma*, *Marantha*, *Phaseolus*, *Pisum*, *Vicia*, *Zingiber*.

Европ. ч. (Краснодар.). — Европа (Англия, Италия), Азия (Грузия, Индия, Китай, Шри-Ланка, Япония), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Пуэрто-Рико), Юж. Америка (Аргентина, Бразилия). Сообщалось о находке *P. graminicola* в почве под водой в Гренландии (Höhnk, 1960).

Гриб хорошо растет в культуре на кукурузно-мучном и картофельно-морковном агарах. Скорость роста на последнем при 25 °С 20 мм. Половое спороношение возникает редко. Клеммер и Ленни (Klemmer, Lenney, 1965) сообщают, что экстракты различных органических веществ, содержащие масла, при добавлении в питательную среду способствуют образованию оогониев и ооспор у изолятов этого вида. Стимулирующую роль играет присутствие в среде вместе со стеролами следов цинка, марганца, меди, молибдена (Lenney, Klemmer, 1966). Установлено, что химический состав мицелия *P. graminicola* отличается от такового у других видов рода, и это позволяет использовать антисыворотку в качестве красителя для определения данного вида среди комплекса питиевых и фитофторовых грибов (White, 1976).

В группу видов, близких по морфологии к *P. graminicola*, можно отнести *P. arrhenomanes*, *P. aristosporum*, *P. myriotylum*, *P. torulosum*, *P. vanterpoolii*.

У *P. graminicola* изучали рост и размножение (Lenney, Klemmer, 1966), физиологию (Gottlieb et al., 1978), экологию (Knapfus, Buchholtz, 1958; Kauraw, 1979).

15. *Pythium helicandrum* Drechs., Bull. Torrey Bot. Club, 77: 455. 1950.

Икон.: Drechsler, l.c. 1950, 77: 456—459 (iconotyp.).

Гифы слабоветвящиеся, 2—7 мкм толщ., с аппрессориями в виде червеобразных или булавовидных изогнутых тел до 8 мкм толщ. Спорангии терминальные, реже интеркалярные, тогда эллипсоидальные, чаще лимоновидные с вытянутой вершиной, 25—70 мкм дл., 20—50 мкм шир., прорастают зооспорами; эмиссионная трубка от 10 до 80 мкм дл.; циста 12 мкм диам. Оогонии терминальные, 15—30 мкм диам., формируются на оогониальной ветви 10—40 мкм дл., оболочка шиповатая, шипы 3—5 мкм дл. и 2.5 мкм шир. в основании, вершина коническая. Антеридий, как правило, одиночный, диклинный, формируется на антеридиальной ветви 10—50 мкм дл., которая перекручивается вокруг собственной оси или закручивается вокруг оогониальной ветви; антеридиальная клетка удлинненная, цилиндрическая или куполообразно расширенная. Ооспора плеротическая, гладкая, со слегка желтоватой оболочкой 1.2—2 мкм толщ. (табл. VIII, 1).

В почве. Известен на *Rumex acetosella*.

Европ. ч. (Лен.). — Сев. Америка (США).

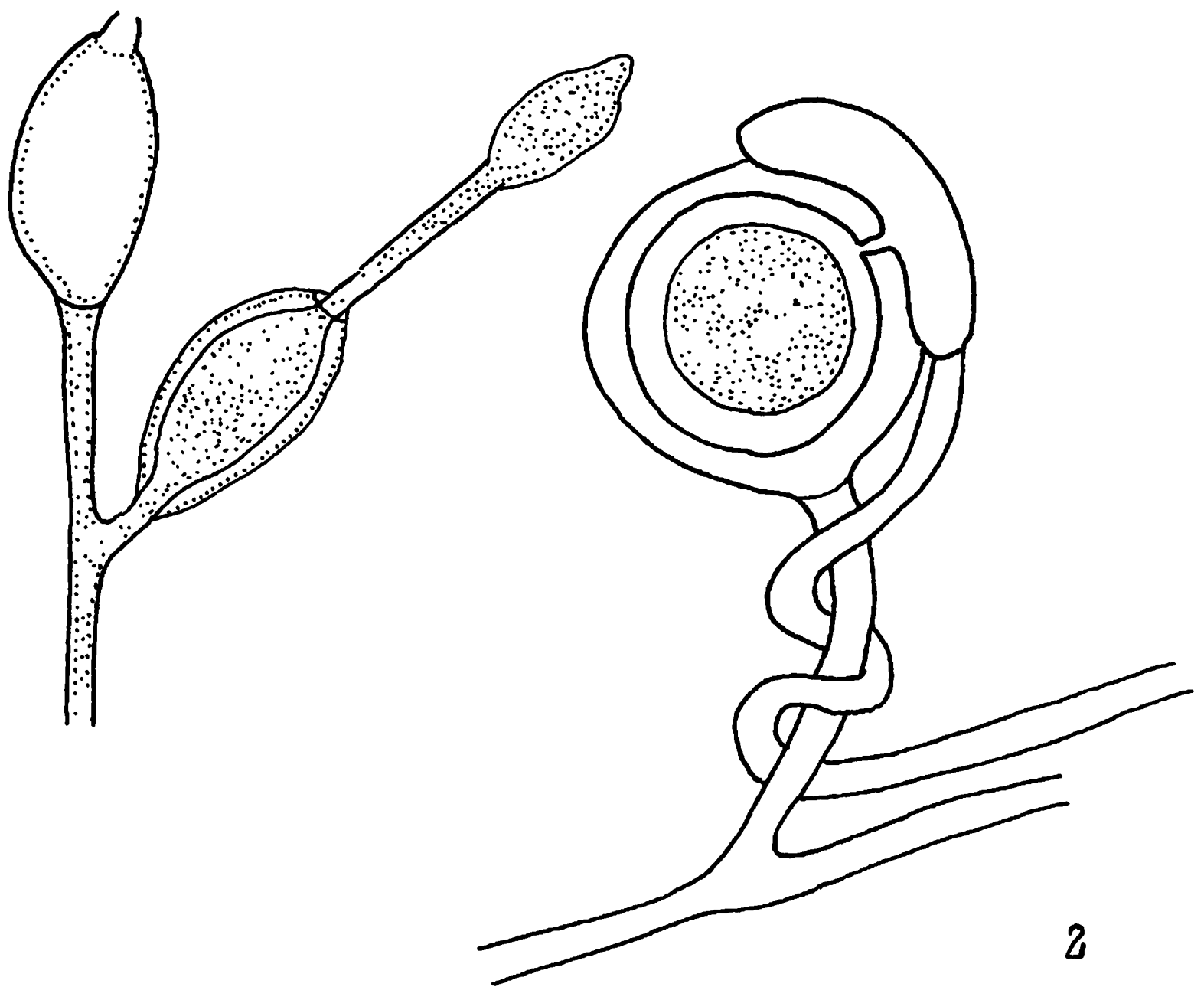
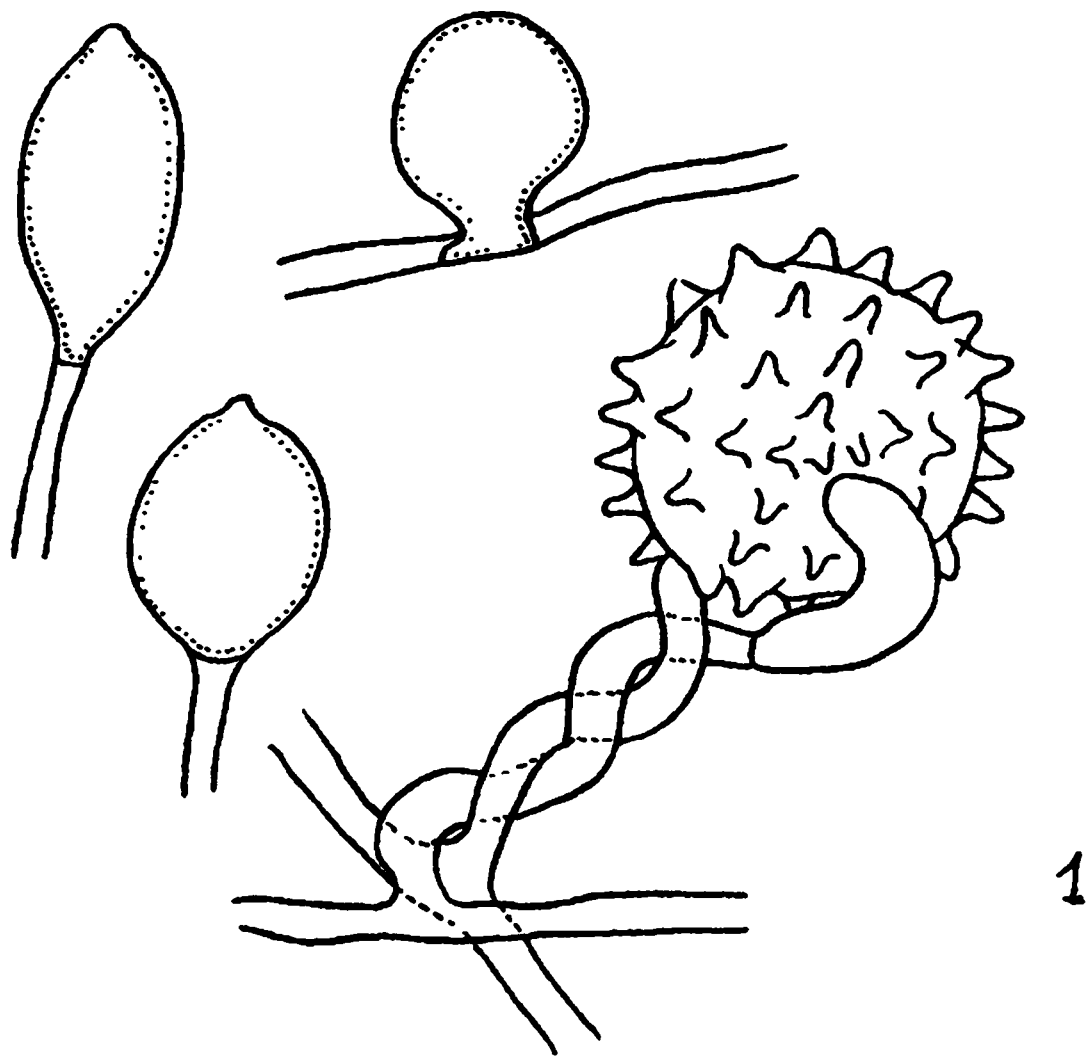


Таблица VIII

1 — P. helicandrum Drechs., 2 — P. helicoides Drechs.

Гриб хорошо растет на картофельно-глюкозном агаре. Скорость роста на кукурузно-мучном агаре при 25 °С 30 мм.

От близких по морфологии видов с шиповатой оболочкой оогония легко отличается характерной антеридиальной ветвью.

16. **Pythium helicoides** Drechs., J. Wash. Acad. Sci. 20: 413. 1930; *Phytophthora fagopyri* Takimoto, ex Ito et Tokunaga, Trans. Sapporo nat. Hist. Soc. 14: 14. 1935.

Икон.: Drechsler, Phytopathology, 1939, 29: 391; Middleton, Mem. Torrey Bot. Club, 1943, 20, 1: 78, fig. 6; Plaats-Niterink, Stud. Mycol. 1981, 21, fig. 34; Yu, Ma, Mycosystema, 1989, 2, fig. 18.

Гифы 8 мкм толщ. Аппрессории мешковидные. Спорангии терминальные, пролиферирующие (вторичный и последующие спорангии возникают внутри предыдущего), яйцевидные, булабовидные, с верхушечным бугорком, 18—43 × 13—27 мкм; циста 10—15 мкм диам. Оогонии терминальные, реже латеральные или интеркалярные, шаровидные, 25—40 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, 1—6 у оогония; антеридиальная ветвь иногда разветвленная, может обвиваться вокруг оогонической ветви или близлежащей гифы; антеридиальная клетка удлинённая, 20—42 × 3—10 мкм, соприкасается с оогонием, прилегая к нему всей своей боковой поверхностью и образуя заметные оплодотворяющие трубки. Ооспора аплеротическая, 21—33 мкм диам., часто желтоватая, с гладкой оболочкой 4—6 мкм толщ. (табл. VIII, 2).

В почве. Известен на *Phaseolus vulgaris*, *Fagopyrum esculentum*, *Gossypium hirsutum*, на видах *Buxus*, *Citrullus*, *Dahlia*, *Saccharum*, *Spinacia*, *Typha* и др.

Дальн. Восток (Примор.). — Азия (Малайзия, Япония), Сев. Америка (США), Австралия.

Бликие по морфологии виды *P. oedochilum*, *P. ostracodes*, *P. palinogenes*, *P. polytylum*.

Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °С 34 мм.

17. **Pythium hydnosporum** (Mont.) Schroet. in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 1: 105. 1897; *Artotrogus hydnosporus* Mont. apud Berk., 1845; *Pythium artotrogus* (Mont.) d By., 1881; *P. micracanthum* d By., 1881; ? *P. artotrogus* var. *macracanthum* Sideris, 1932, ? *P. echinocarpum* S. Ito et Tokunaga, 1933.

Икон.: Butler, Mem. Dept. Agr. Ind., Bot. ser., 1907, 1 (5), pl. 6, figs. 12—15.

Гифы 2.5—8 мкм толщ. Спорангии и гифальные вздутия отсутствуют. Оогонии интеркалярные, редко терминальные, шаровидные, 18—35 мкм диам., с шиповатой оболочкой; шипы островершинные, 3—6 мкм дл. и 1—2 мкм шир. у основания. Антеридии гипогинные, 1(—2) у оогония. Ооспора плеротическая или аплеротическая, 15—30 мкм диам., с гладкой оболочкой около 3 мкм толщ. (табл. IX, 1).

В почве, воде, на *Pisum sativum*. Известен на многих видах высших растений.

Европ. ч. (Калужск., Лен., Моск.), Дальн. Восток (Примор.). — Ев-

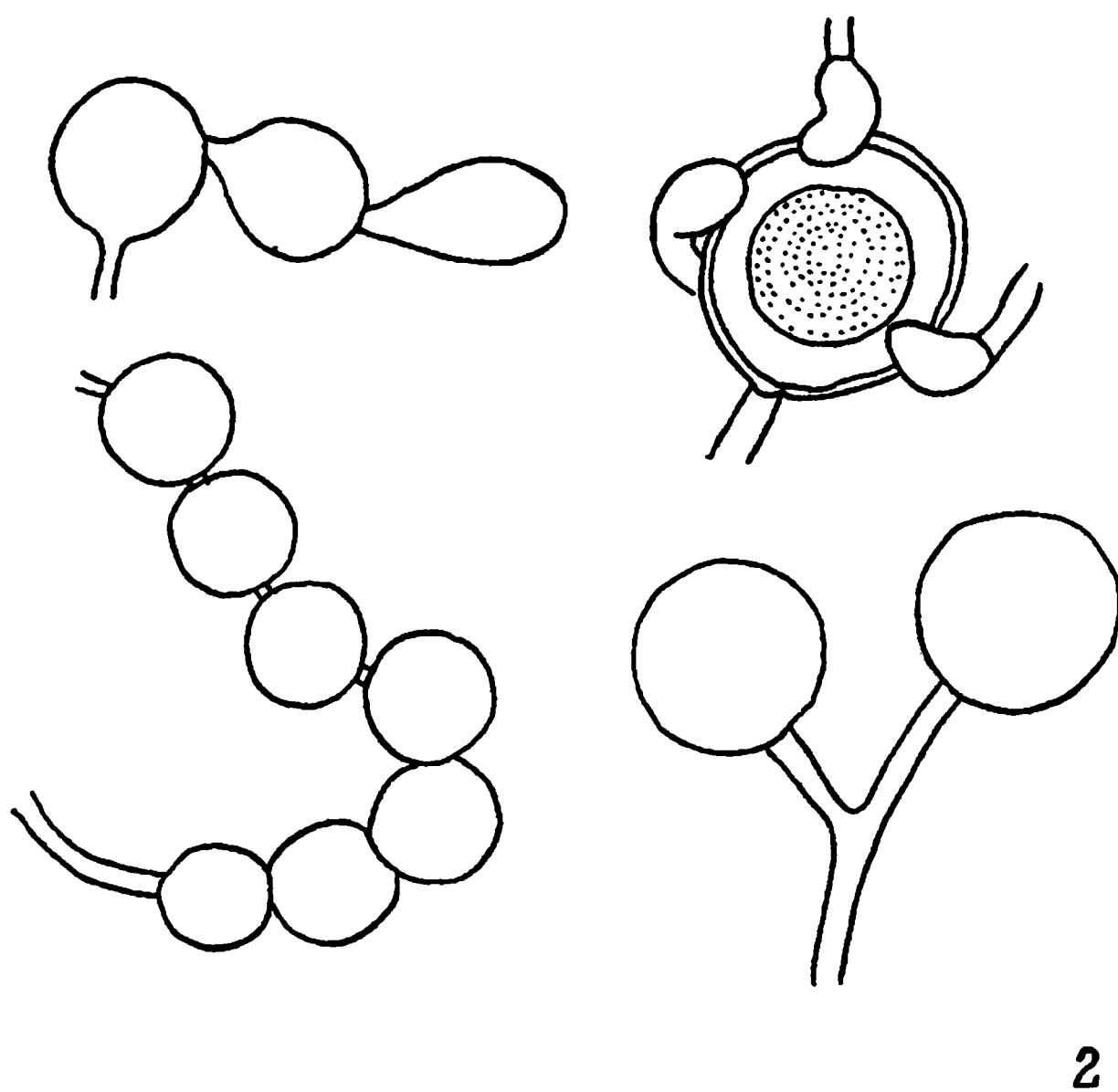
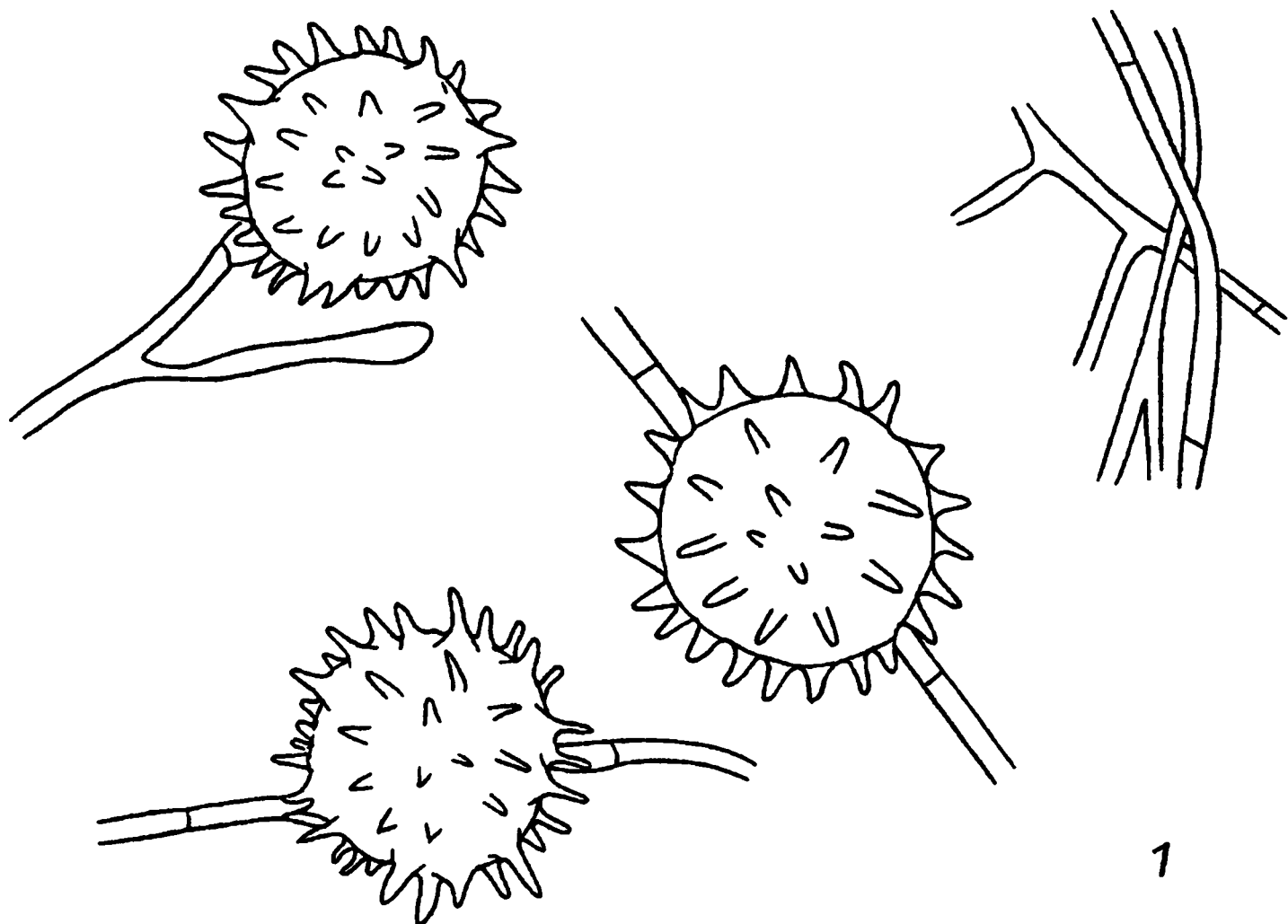


Таблица IX

1 — P. hydnosporum (Mont.) Schroet., *2 — P. intermedium* d By. (по: De Bary, 1881).

ропа (Англия, Венгрия, Германия, Нидерланды, Норвегия, Украина, Франция, Швеция), Азия (Грузия, Индия, Япония), Сев. Америка (США), Африка, Австралия.

Гриб хорошо растет на питательных средах. Скорость роста на кукурузно-мучном агаре при 25 °C 34 мм.

Вид, описанный как *Artotrogus hydnosporus* (Montagne, 1845), был перенесен (De Bary, Woronin, 1881) в род *Pythium* и назван *P. artotrogus*, а затем (Schroeter, 1897), согласно правилам ботанической номенклатуры, переименован в *P. hydnosporum*. В монографиях по роду *Pythium* (Matthews, 1931; Middleton, 1943) этот вид фигурирует под названием *P. artotrogus*.

От близких по морфологии видов *P. anandrum*, *P. echinulatum*, *P. oligandrum* отличается отсутствием спорангиев и формой шипов.

У *P. hydnosporum* изучали образование и жизнеспособность ооспор (Al-Hassan, Fergus, 1973).

18. ***Pythium intermedium*** d By., Bot. Ztg. 39: 554. 1881; *Artotrogus intermedius* (d By.) Atkinson, 1895.

Икон.: Atkinson, Cornell Univ. Agric. Expt. Sta. Bull., 1895, 94, pl. 3; Butler, Mem. Dept. Agr. Ind., Bot. ser., 1907, 1 (5), pl. 6, figs. 1—11; Plaats-Niterink, Stud. Mycol. 1981, 21, fig. 40.

Гифы 2—6 мкм толщ. Спорангии вздуто-сферические, образуют короткую эмиссионную трубку и несколько зооспор в везикуле (по De Bary, 1881; Butler, 1907). Имеются гифальные вздутия на коротких ветвях или сидячие, расположенные в цепочках, часто до 13, сферические, 18—24 мкм диам.; прорастают ростковой трубкой. Оогонии интеркалярные, терминальные, сферические, 19—25 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, 1—7 у оогония; антеридиальная ветвь часто разветвляется вблизи оогония; антеридиальная клетка клювовидно изогнутая, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, одиночная (иногда 2 в оогонии), 16—20 мкм диам., с гладкой оболочкой 1—2 мкм толщ. (табл. IX, 2).

В почве, воде. Известен на проталлиях *Ceratopteris*, *Todea*, *Equisetum*, на всходах многих растений из разных родов.

Европ. ч. (Лен., Моск.). — Европа (Англия, Бельгия, Германия, Нидерланды, Украина, Франция), Азия (Индия, Китай, Ливан, Япония), Сев. Америка (Канада, США), Юж. Америка (Аргентина), Африка (Египет), Австралия.

Один из гетероталлических видов рода *Pythium*. Долгое время при описании вида указывалось на отсутствие органов полового размножения. Вид характеризовался наличием цепочек из спорангиев. Впервые оогонии и антеридии были отмечены в 1968 г. (Plaats-Niterink, 1968). Хорошая среда для культивирования и получения оогониев и антеридиев состоит из 1 части кукурузного и 1 части картофельно-морковного агаров. Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °C 30 мм.

От других гетероталлических видов (*P. heterothallicum*, *P. splendens*, *P. sylvaticum*) можно отличить по гифальным вздутиям, расположенным в цепочках.

19. **Pythium irregulare** Buisman, Meded. phytopath. Lab. Willie Commelin Scholten, 11: 38. 1927; ? *P. equiseti* Sadebeck, 1874; *P. dactyliferum* Drechs. apud Rands, 1930 (nom. nud.); *P. fabae* Chenay, 1932; *P. irregulare* var. *hawaiiense* Sideris, 1932; *P. polymorphon* Sideris, 1932; ? *P. betae* Takahashi, 1972; ? *P. kunmingense* Yu, 1973.

Икон.: Buisman, l.c. 1927, figs. 9—11 (iconotyp.); Matthews, Studies on the genus *Pythium*, 1931, pls. 24—25; Middleton, Mem. Torrey Bot. Club, 1943, 20, 1, fig. 17; Yu, Ma, Mycosystema, 1989, 2, fig. 24.

Гифы 2.5—8 мкм толщ. Спорангии разнообразные по форме, терминальные или интеркалярные, часто округлые, яйцевидные, реже эллипсоидальные, грушевидные, 15—25 мкм диам.; прорастают ростковой трубкой, зооспоры формируются редко; циста 8 мкм диам. Оогонии интеркалярные, реже терминальные, округлые, лимоновидные, 12—28 мкм диам.; оболочка иногда гладкая, чаще с 1—5 выростами, различными по форме и длине, прямыми или изогнутыми. Антеридии моноклинные, реже гипогинные, диклинные, 1—2(—4) у оогония; антеридиальная ветвь иногда разветвленная; антеридиальная клетка короткая, булавовидная, изогнутая, соприкасается с оогонием верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, иногда плеротическая, 14—20 мкм диам., с гладкой оболочкой 1—1.5 мкм толщ. (табл. X, 1).

В почве, воде, на многих видах высших растений.

Европ. ч. (Курск., Лен., Моск.), Дальн. Восток (Примор., о. Сахалин). — Европа (Англия, Бельгия, Германия, Нидерланды, Украина), Азия (Индия, Китай, Ливан, Япония), Сев. Америка (Канада, США), Юж. Америка (Аргентина, Бразилия), Африка, Австралия, Арктика. Имеется сообщение о находке *P. irregulare* в почве под водой в Гренландии (Höhnk, 1960).

От близких по морфологии видов *P. paroecandrum* и *P. ultimum* отличается выростами на оогонии, преимущественно интеркалярным расположением последнего и терминальным положением антеридия.

Гриб хорошо растет на многих питательных средах. Скорость роста на кукурузно-мучном агаре при 25 °С 25 мм. Высокие температуры (33 °С) способствуют образованию оогониев с гладкой оболочкой и диклинных антеридиев (Biesbrock, Hendrix, 1967).

У *P. irregulare* изучали аппрессории (Agnihotri, 1969), влияние различных факторов на рост и репродукцию гриба (Agnihotri, Vaartaja, 1970; Cantrell, Dowler, 1971; Gardner, Hendrix, 1973; Gugino et al., 1973), его физиологию (Martin, 1964; Raheja et al., 1977; Stinson et al., 1991), генетику (Klassen et al., 1991; Gillings et al., 1993).

20. **Pythium mamillatum** Meurs, Diss. Univ. Utrecht: 44. 1928.

Икон.: Meurs, l.c., 1928, figs. 1—3 (iconotyp.); Middleton, Mem. Torrey Bot. Club, 1943, 20, 1, fig. 14; Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 1981, 21, fig. 45.

Гифы 4—9 мкм толщ. Спорангии терминальные, интеркалярные, иногда на короткой боковой гифе, сферические, эллипсоидальные, яйцевидные, 14—25 мкм диам.; прорастают с образованием зооспор, реже ростковой трубкой; циста 10 мкм диам. Оогонии сферические,

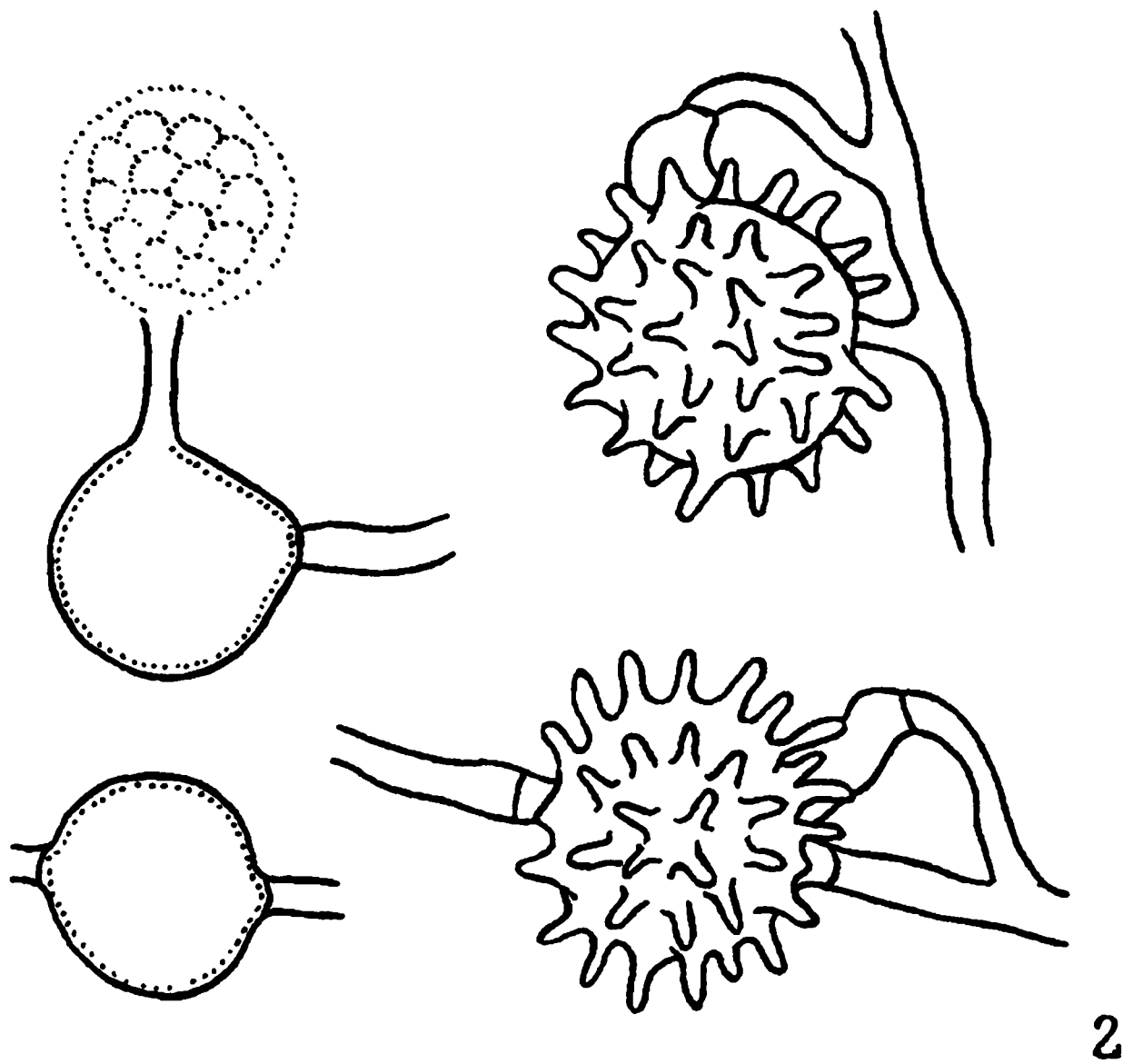
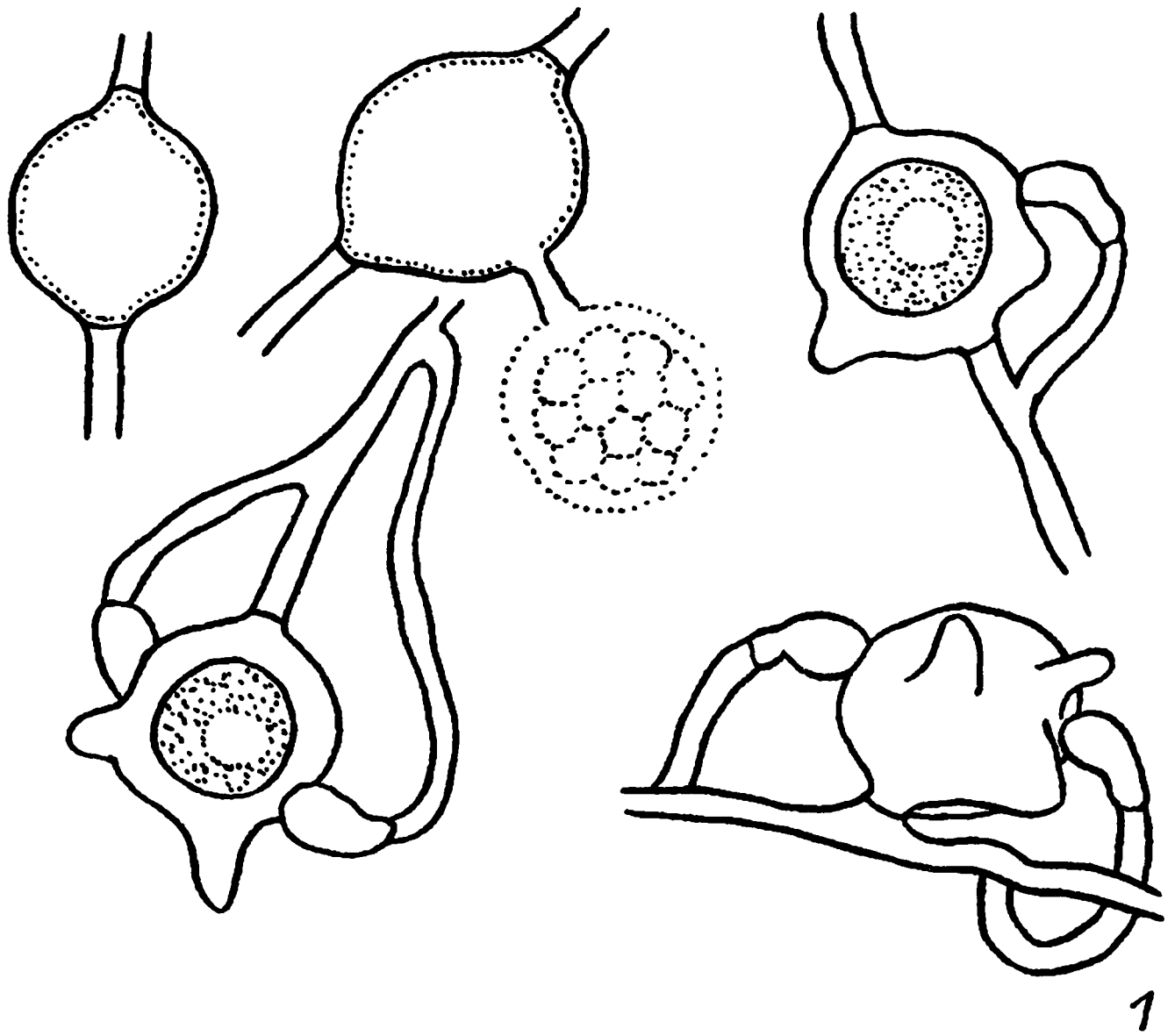


Таблица X

1 — *P. irregulare* Buisman, 2 — *P. mamillatum* Meurs.

терминальные, редко интеркалярные, 13—19.5(—24) мкм диам. (без шипов), оболочка густошиповатая, шипы конусообразные, иногда загнутые, с тупой вершиной, 2—6 мкм дл., 1.5—3 мкм шир. у основания. Антеридии моноклинные, редко диклинные, 1(2) у оогония, возникают на короткой антеридиальной ветви; антеридиальная клетка булавовидная, прилегает к оогонию верхушечной частью. Ооспора плеротическая, с гладкой оболочкой 0.8—2 мкм толщ.; прорастает вегетативной гифой или с образованием зооспор (табл. X, 2).

В почве, воде. Известен на высших растениях более 20 видов и на водорослях *Cladophora* sp., *Gloeocapsa* sp.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Англия, Исландия, Нидерланды, Украина, Швеция), Азия (Индия, Китай, Япония), Сев. Америка (США), Юж. Америка (Бразилия), Африка, Австралия.

Гриб хорошо растет в культуре на картофельно-глюкозном и морковном агарах, легко образуя органы спороношения.

От видов с шиповатыми оогониями морфологически отличается: у *P. acanthicum* — спорангии расположены часто в цепочках, шипы более короткие и не загнутые; у *P. hydnosporum*, *P. echinulatum*, *P. echinocarpum* — аплеротические ооспоры; у *P. anandrum*, *P. megalacanthum*, *P. prolatum* — пролиферирующие спорангии; у *P. periplocum* — спорангии мешковидно вздутые в комплексе; у *P. oligandrum*, *P. mastophorum*, *P. polymastum* — другие форма и размер шипов.

У *P. mamillatum* изучали прорастание ооспор и образование зооспор (Drechsler, 1956; Barton, 1957).

21. ***Pythium marsipium*** Drechs., *Phytopathology*, 31: 505. 1941; ? *P. utriforme* Cornu, 1872.

Икон.: Drechsler, l.c., 1941: 505—506, figs. 1—4 (iconotyp.); Yu, Ma, *Mycosystema*, 1989, 2, fig. 27.

Гифы 2—7.5 мкм толщ. Спорангии сферические или асимметрично-мешковидные, широкоокруглые с одного конца и асимметрично клювовидные с другого, пролиферирующие, вторичный зооспорангий часто образуется внутри первичного. Сферический спорангий 20—70 мкм диам., расположен интеркалярно или терминально, мешковидный, 25—70 × 20—45 мкм, на спорангиеносце до 100 мкм дл. и 3—4 мкм шир. При образовании зооспор эмиссионная трубка может отсутствовать, а может достигать 100 мкм дл.; циста 9—12 мкм диам. Огонии сферические, терминальные, интеркалярные, 23—40 мкм диам. Антеридии диклинные, 1—4 у оогония, антеридиальная ветвь изогнутая, антеридиальная клетка 10—20 × 8—12 мкм, мешковидная, широко прилегает к оогонию верхушечной частью, образует видимую оплодотворяющую трубку. Ооспора аплеротическая, 19—33 мкм диам., оболочка гладкая, 1.3—2.8 мкм толщ. (табл. XI, 1).

В воде лесных водоемов, а также очистных сооружений, рисовых чеках. Известен на листьях *Nymphaea tuberosa*, во влажной почве.

Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Украина), Азия (Китай, Япония), Сев. Америка (США).

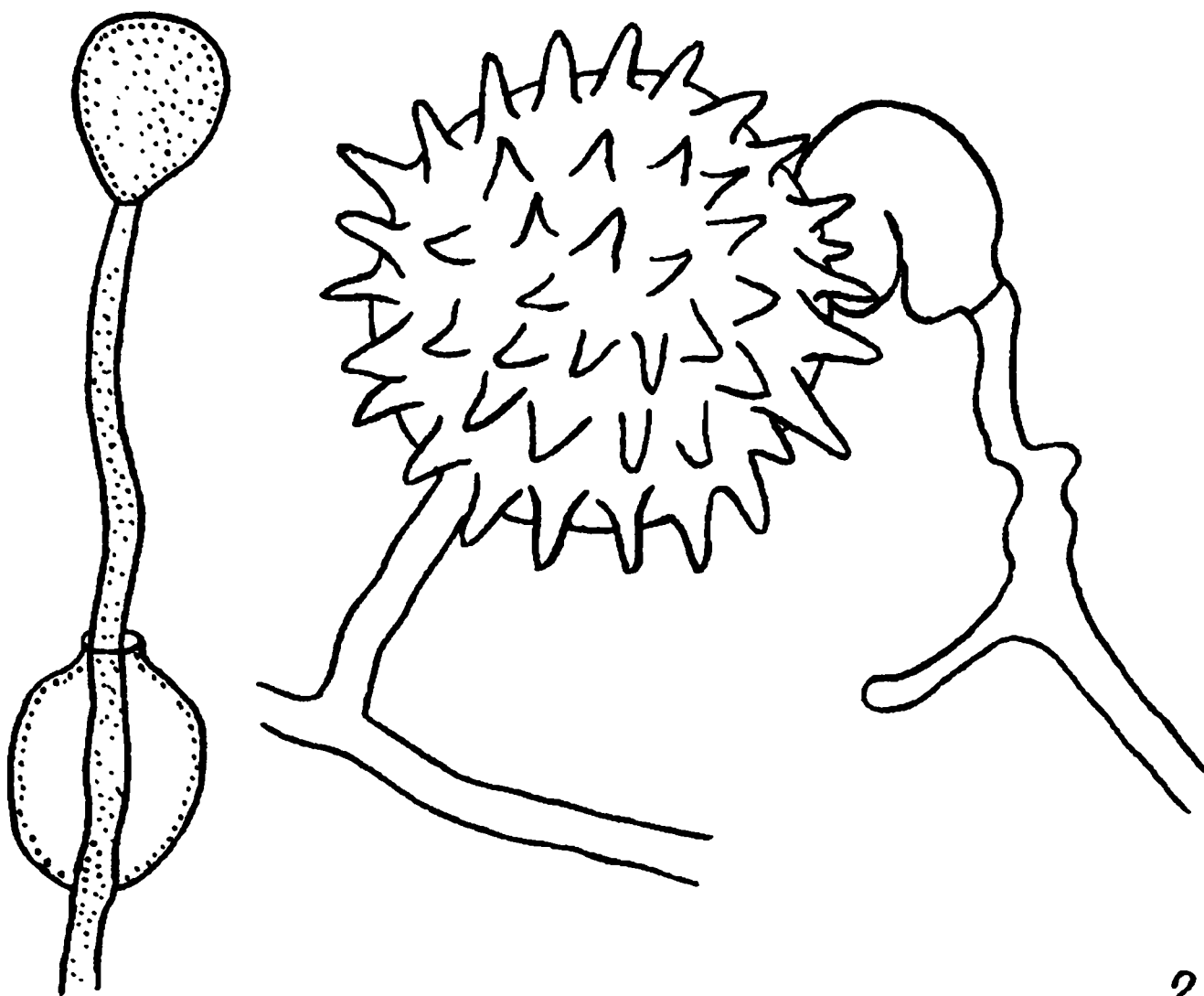
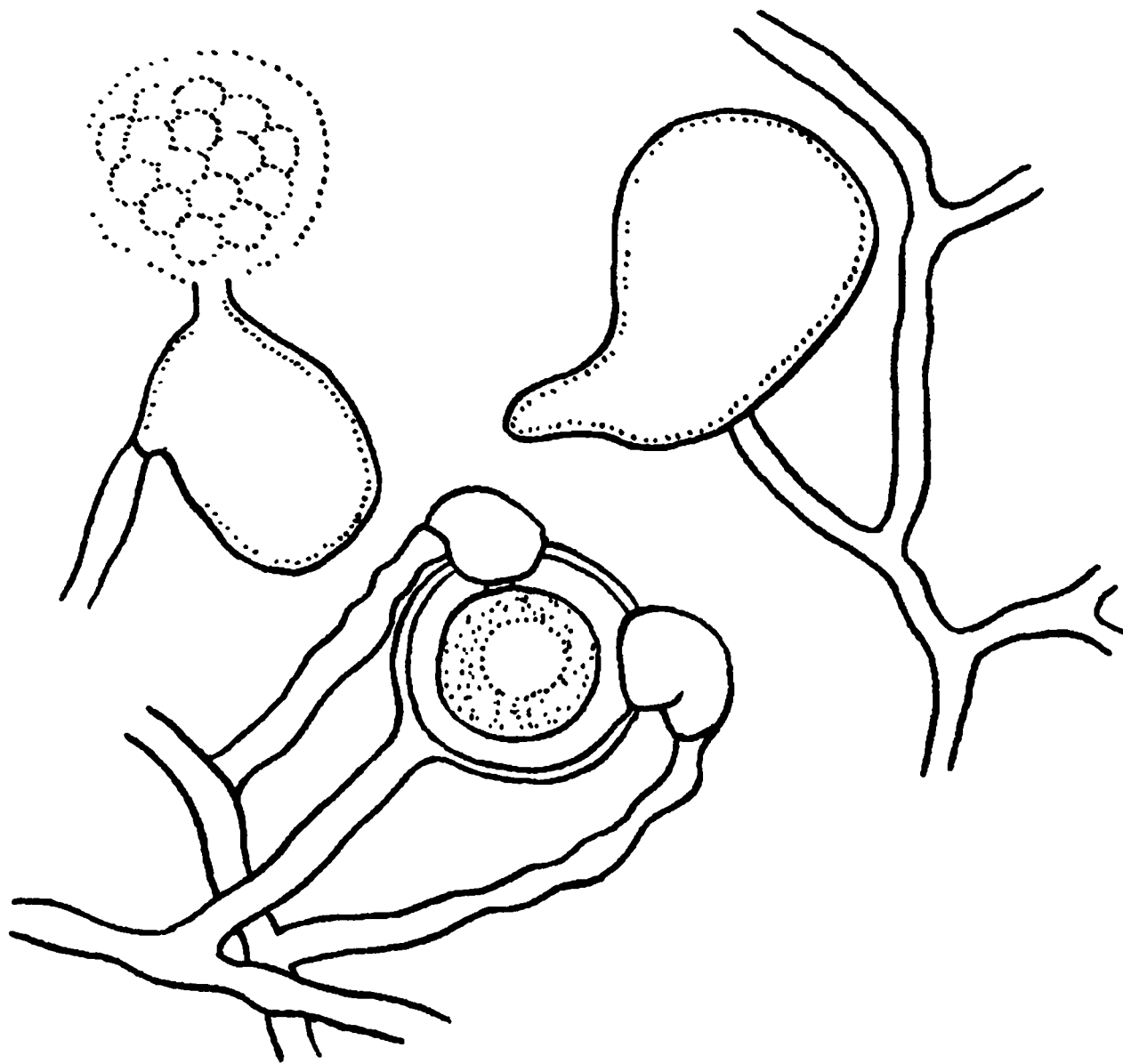


Таблица XI

1 — P. marsipium Drechs. (по: Drechsler, 1941), *2 — P. megalacanthum* d By.

Вид своими мешковидными, асимметрично расположенными спорангиями похож на представителей рода *Pythiogeton* Minden.

У *P. marsipium* изучали условия зооспорообразования (Abdelzaher et al., 1994a) и половую стадию (Abdelzaher et al., 1994b).

22. ***Pythium megalacanthum*** d By., Abh. Senckenb. Naturf. Ges. 12: 242. 1881; *P. megalacanthum* var. *callistephi* Tasugi et Siino, 1940.

Икон.: De Bary, l.c. 1981, 12: 225, pl. 2, figs. 3—5 (iconotyp.).

Гифы 1.8—2.5 мкм диам. Спорангии терминальные, интеркалярные, сферические, способные к пролиферации; прорастают с образованием зооспор или ростковой трубкой; циста 12—20 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные 35—45 мкм диам., оболочка шиповатая; шипы 6—9 мкм дл. и 5—6 мкм шир. у основания, островершинные. Антеридии моно-, реже диклинные, 0—5 у оогония, антеридиальная клетка мешковидная, широко прилегает к оогонию верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, 25—30 мкм диам., с гладкой утолщенной оболочкой (табл. XI, 2).

На растительных остатках, в почве. Известен на растениях более 20 видов.

Европ. ч. (Смоленск.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Англия, Болгария, Германия, Нидерланды, Франция), Азия (Япония), Сев. Америка (США), Австралия.

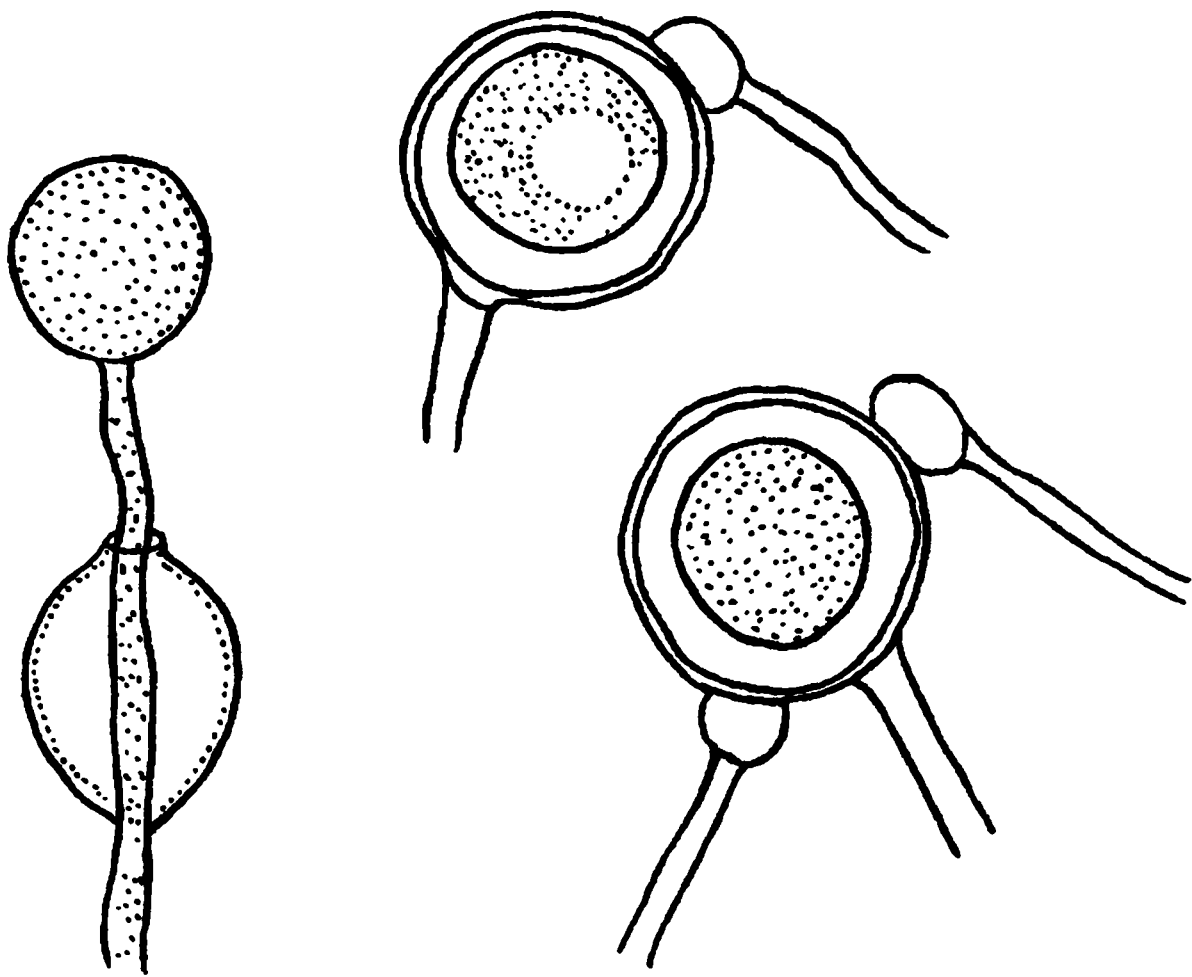
У описанной разновидности этого вида *P. megalacanthum* var. *callistephi* отмечено отсутствие спорангиев, прорастающих зооспорами, и наличие «конидий», прорастающих ростковой трубкой. Так как у грибов этого рода спорангии могут прорасти и зооспорами, и ростковой трубкой, а наблюдать бесполое спороношение удастся значительно реже, чем половое, характеристика изолята из *Callistephus chinensis* не может считаться достаточным основанием для выделения разновидности.

P. megalacanthum отличается от видов с шиповатыми оогониями и пролиферирующими спорангиями: от *P. anandrum* — отсутствием верхушечного бугорка у спорангия, а от *P. prolatum* — несосочковидной формой шипов у оогония.

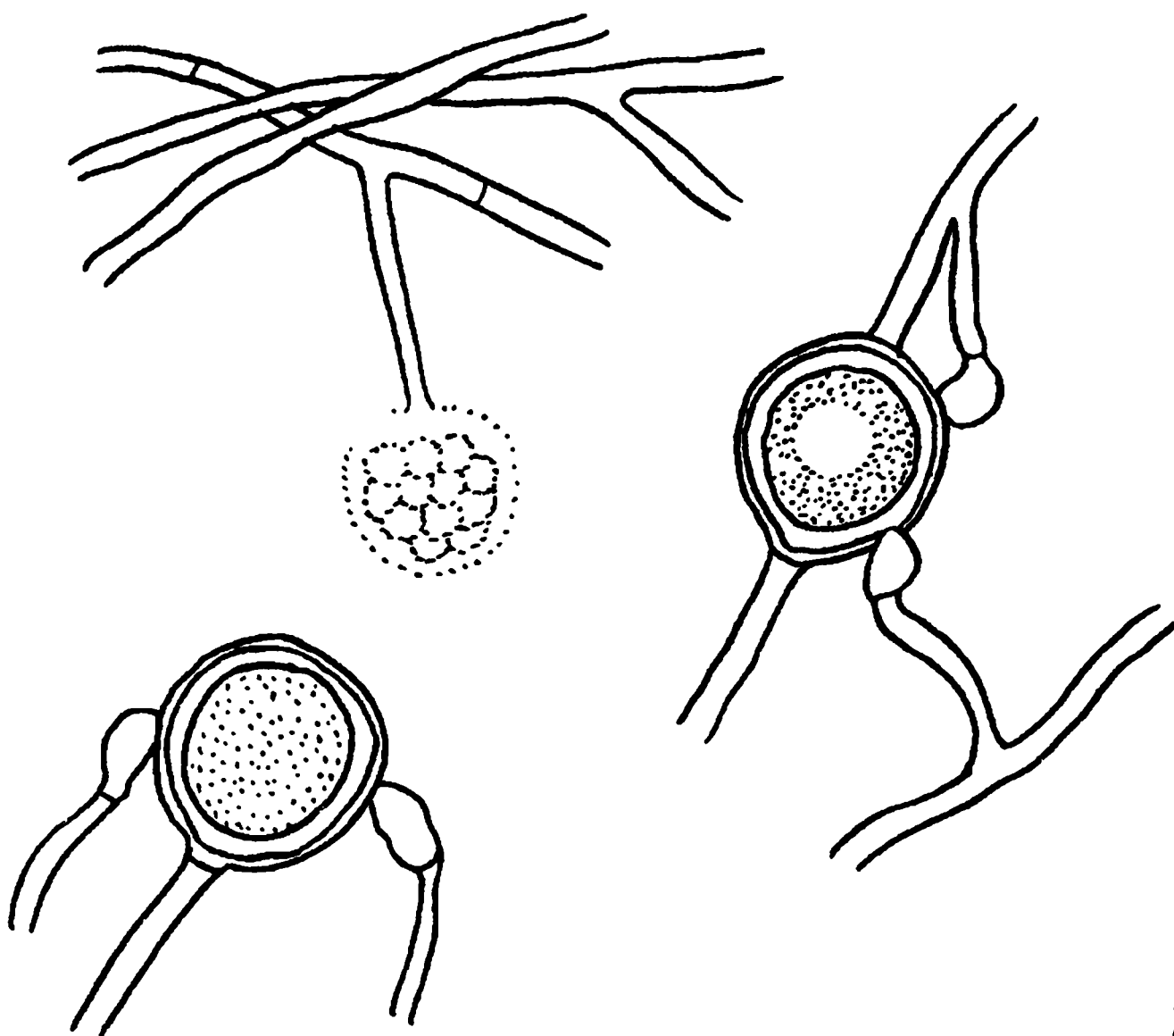
23. ***Pythium middletonii*** Sparrow, Aquatic Phycomycetes: 1038. 1960; *P. proliferum* d By., 1860 (non Schenk, 1859).

Икон.: Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 1981, 21, fig. 50; Yu, Ma, Mycosystema, 1989, 2, fig. 28.

Гифы 2—8 мкм толщ. Спорангии терминальные, сферические, яйцевидные, лимоновидные, 25—35 мкм диам., способные к пролиферации, вторичный и следующие спорангии возникают обычно внутри первого; прорастают ростковой трубкой или зооспорами, эмиссионная трубка короткая; циста 8—12 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, иногда 2 рядом, как бы в цепочке, сферические, иногда эллипсоидальные, 17—28 мкм диам., оболочка гладкая, иногда с 1—2 небольшими выступами. Антеридии гипогинные, моноклинные, иногда диклинные, 1—3 у оогония; антеридиальная клетка соприкасается с



1



2

Таблица XII

1 — *P. middletonii* Sparrow, 2 — *P. monospermum* Pringsh.

оогонием верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, 14—24 мкм диам., с гладкой оболочкой 1—2 мкм толщ. (табл. XII, 1).

В воде и почве. Известен на *Boehmeria nivea*, *Brassica* sp., *Fragaria* sp., *Glycine max*, *Gossypium* sp., *Ipomoea* sp., *Lycopersicon esculentum*, *Rosa multiflora*, *Trapa natans* и др.

Европ. ч. (Карелия, Курск., Лен., Мурманск.). — Европа (Англия, Германия, Дания, Исландия, Нидерланды, Польша, Румыния, Словакия, Украина, Франция, Чехия), Азия (Индия, Пакистан), Сев. Америка (США), Африка (Египет), Австралия.

Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °С 17 мм. *P. middletonii* отличается от видов с пролиферирующими спорангиями и гладкими оогониями (*P. nagaii* и *P. okanoganense*) наличием гипогинного антеридия.

Де Бари (De Bary, 1860) описал *P. proliferum*. Годом ранее гриб под таким же названием был описан Шенком (Schenk, 1859). Исследователи (Zopf, 1890; Matthews, 1931; Middleton, 1943; Plaats-Niterink, 1981) считают, что Шенк имел дело с грибом из рода *Myzocyttium*. Сперроу (Sparrow, 1960), согласно правилам ботанической номенклатуры, сохранив в основе диагноз вида, приводимый Де Бари, дал ему новое название *P. middletonii*.

У *P. proliferum* d By. изучали ультраструктуру подвижных и инцистированных зооспор (Lunney, Bland, 1976).

24. ***Pythium monospermum*** Pringsh., Jb. Wiss. Bot. 1: 288. 1858; *Nematosporangium monospermum* (Pringsh.) Schroet., 1897; *N. monospermum* (Pringsh.) Jacz., 1931; *P. gracile* Schenk sensu d By., 1860; ? *P. fecundum* Wahrlich, 1887; *P. complens* Fischer, 1892; *P. akanense* Tokunaga, 1932.

Икон.: Pringsheim, l.c., 1858: 284, pl. 21, figs. 2—16 (iconotyp.); Matthews, Studies on the genus *Pythium*, 1931, pl. 7; Middleton, Mem. Torrey Bot. Club, 1943, fig. 1; Yu, Ma, Mycosystema 1989, 2, fig. 29.

Гифы 1.5—7 мкм толщ. Спорангии нитевидные, часто разветвленные, 80—170 мкм дл., прорастают зооспорами; циста 5—8 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, латеральные, сферические, 14—24 мкм диам., оболочка гладкая. Антеридии моноклинные, реже диклинные, 1—2 у оогония; антеридиальная ветвь неразветвленная; антеридиальная клетка булабовидная, клювовидная, широко соприкасается с оогонием своей верхушкой. Ооспора плеротическая, с гладкой оболочкой 1—2 мкм толщ. (табл. XII, 2).

На растительных и животных остатках в воде, почве. Известен на *Hordeum vulgare*, *Lepidium sativum*, *Nicotiana tabacum*, *Oryza sativa*, *Persea americana*, *Richardia aethiopica*, *Saccharum officinarum*, *Setaria italica*, *Spinacia oleracea*, *Zingiber officinale*. Выделен из нематод (Tzean, Estey, 1981).

Европ. ч. (Карелия, Лен., Мурманск.), Дальн. Восток (Примор., о. Кунашир). — Европа (Англия, Германия, Исландия, Нидерланды, Словакия, Украина, Франция, Чехия), Азия (Индия, Китай, Япония), Сев. Америка (США), Австралия.

Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °С 5 мм.

P. monospermum отличается от близких по морфологии видов *P. tarinum* и *P. myriotylum* преимущественно моноклинным антеридием и неразветвленной антеридиальной ветвью.

25. *Pythium multisporum* Poitras, Mycologia, 41, 2: 171. 1949.

Икон.: Poitras, l.c., 1949, 41, 2: 172, fig. 1—11 (iconotyp.); Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 1981, 21, fig. 52.

Гифы 3—8.5 мкм толщ., разветвленные. Спорангии терминальные, часто образуются на длинной боковой ветви, шаровидные, грушевидные, (15—)25 × 45(—55) мкм, пролиферирующие, вторичный спорангий образуется внутри первичного; прорастают зооспорами, эмиссионная трубка часто возникает сбоку; циста 8—17 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, сферические, лимоновидные, яйцевидные или неправильной формы, с 1—2(4) ооспорами; оболочка гладкая; односпоровый оогоний 20—40 мкм диам., многоспоровый 25—50 × 40—75 мкм. Антеридии моноклинные, диклинные, 1—3 у оогония; антеридиальная клетка клювовидная, изогнутая, 6—9 × 10—15 мкм, широко соприкасается с оогонием своей верхушкой. Ооспора аплеротическая, плеротическая, часто их несколько, шаровидные, яйцевидные, оболочка гладкая, 1—2 мкм толщ. (табл. XIII, 1).

В почве, редко в воде.

Дальн. Восток (Примор.). — Азия (Индия), Африка (Алжир), Сев. Америка (США).

Гриб хорошо растет в культуре. Все стадии онтогенеза образуются на семенах конопли в воде. Обильный мицелиальный рост на картофельно-глюкозном агаре, скудный — на кукурузно-мучном.

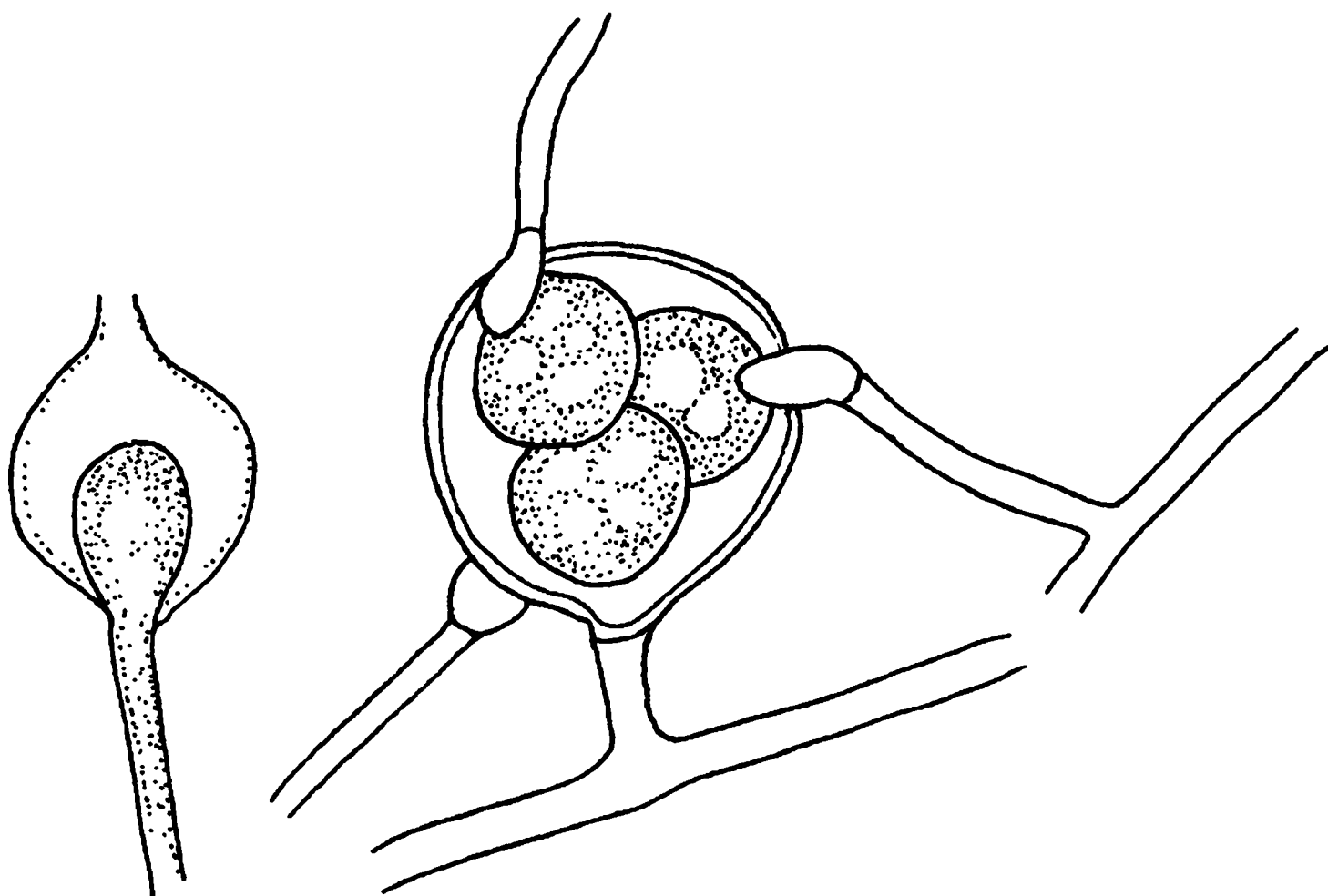
Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °С 15 мм.

P. multisporum — один из видов этого рода, характеризующихся, как правило, несколькими ооспорами в оогонии; иногда 2 ооспоры встречаются у *P. echinulatum*, *P. intermedium*, *P. pulchrum*, *P. violae*; до 6 ооспор — у *P. minor* и *P. toruloides*.

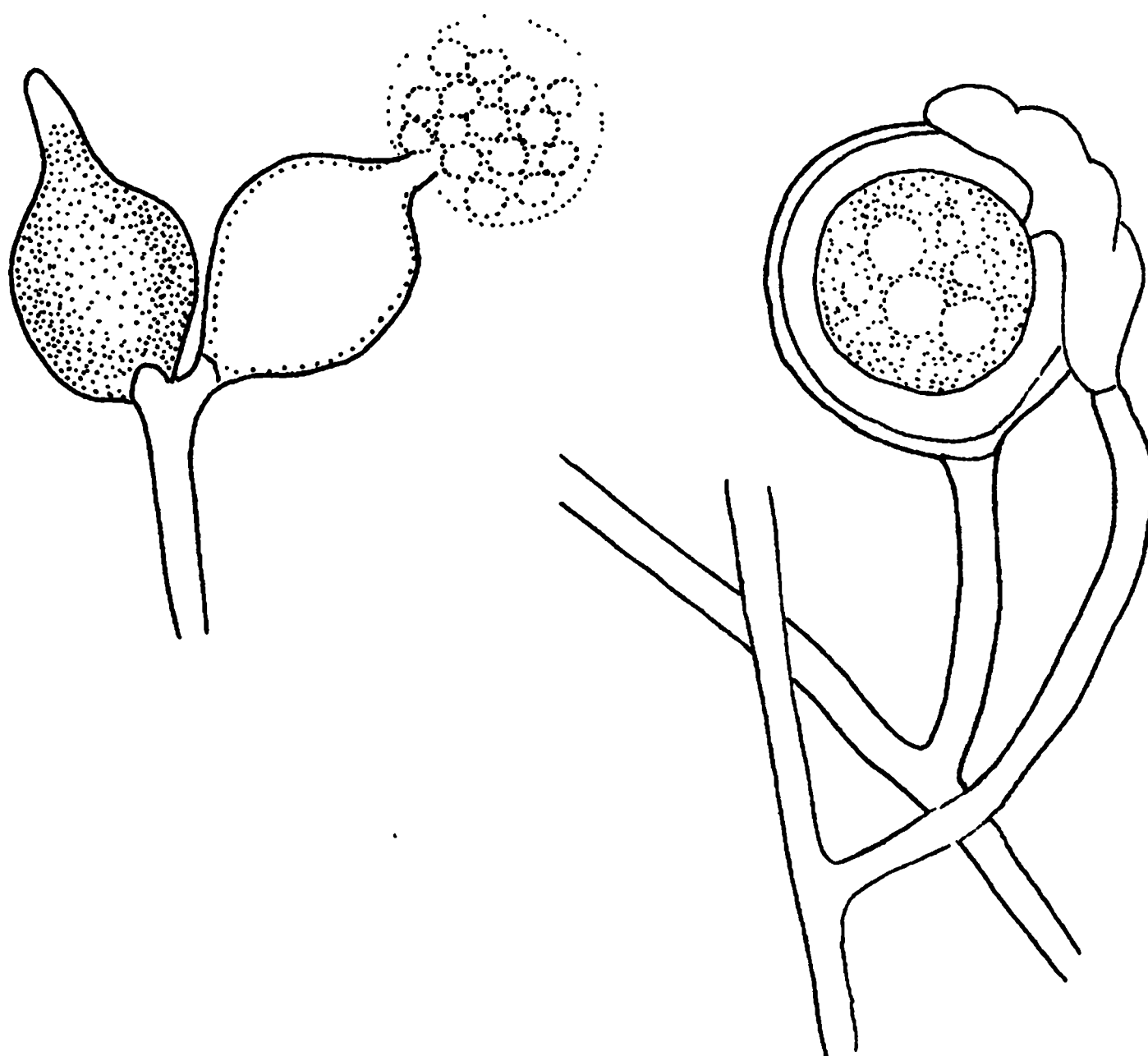
26. *Pythium oedochilum* Drechs., J. Wash. Acad. Sci. 20: 414. 1930.

Икон.: Drechsler, Phytopathology, 1941, 31: 505, figs. 1—4; Middleton, Mem. Torrey Bot. Club, 1943, 20, 1, fig. 7; Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 1981, 21, fig. 55.

Гифы 1.8—6.5 мкм толщ., имеются мешковидные, булавовидные, изогнутые аппрессории 5—7 мкм шир. в верхушечной части. Спорангии терминальные, реже латеральные или интеркалярные, лимоновидные, яйцевидные с бугорком на вершине, пролиферирующие; прорастают зооспорами; циста 10—15 мкм диам. Оогонии терминальные, редко интеркалярные, округлые, 30—39 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, редко моноклинные, тогда возникают на антеридиальной ветви не менее 30—40 мкм дл., 1—2(—4) у оогония; антеридиальная клетка цилиндрическая, удлинённая, часто с морщинистой наружной стороной, соприкасается с оогонием всей боковой поверхностью. Ооспора аплеротическая, часто смещена в сторону от



1



2

Таблица XIII

1 — P. multisporum Poitras, *2 — P. oedochilum* Drechs.

антеридия, 23—35 мкм диам., с гладкой оболочкой до 3.5 мкм толщ. (табл. XIII, 2).

В огородной почве. Известен на *Brassica oleracea*, *Bidens aristosa*, *Citrullus vulgaris*, *Fragaria* sp., *Matthiola incana* и др., а также на *Daphne odora*.

Европ. ч. (Лен.). — Европа (Нидерланды), Азия (Индия, Япония), Сев. Америка (США), Африка, Австралия.

Гриб хорошо растет в культуре на картофельно-глюкозном агаре и на агаризированной моркови. Половая стадия образуется при 28 °С.

Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °С 20 мм.

Близкие по морфологии виды *P. helicoides*, *P. palingenes*, *P. ostracodes*.

27. **Pythium oligandrum** Drechs., J. Wash. Acad. Sci. 20: 409. 1930. ? *P. amasculinum* Yu, 1973; ? *P. sinense* Yu, 1973.

Икон.: Drechsler, Phytopathology, 1946, 36: 781—803, figs. 1—4; Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 1981, 21, fig. 57; Yu, Ma, Mycosystema, 1989, 2, fig. 32.

Гифы 5—7 мкм толщ. Спорангии интеркалярные, реже терминальные, мешковидно вздутые, с нитевидными участками, прорастают зооспорами, образуя эмиссионную трубку до 200 мкм дл.; циста 10 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, иногда латеральные, могут располагаться в коротких (по 2—3 оогония) цепочках, сферические, 25—35 мкм диам., с шиповатой оболочкой; шипы конические, островершинные, 3—5(—7) мкм дл. и 1.5—3 мкм шир. у основания. Антеридии формируются редко, диклинные, иногда моноклинные, соприкасаются с оогонием как вершинной, так и боковой частью. Ооспора аплеротическая, плеротическая, с гладкой оболочкой 1—2 мкм толщ. (табл. XIV, 1).

В почве. Известен на многих высших растениях, например *Amygdalus communis*, *Antirrhinum* sp., *Beta vulgaris*, *Carthamus acutifolius*, *Daucus carota*, *Euphorbia pulcherrima*, *Linum usitatissimum*, *Lycopersicon esculentum*, *Medicago sativa*, *Papaver* sp., *Phaseolus vulgaris*, *Pisum sativum*, *Saccharum officinarum*, *Viola tricolor* и др.

P. oligandrum известен как гиперпаразит на грибах *Aphanomyces laevis* d By., *Botryotrichum piluliferum* Sacc. et March., *Gaeumannomyces graminis* (Sacc.) Arx et Olivier, *Phialophora radicola* Cain, *Pythium ultimum*, *P. myriotylum* и некоторых базидиомицетах.

Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Англия, Германия, Кипр, Словакия, Нидерланды, Чехия), Азия (Китай), Сев. Америка (США), Юж. Америка (Аргентина), Африка, Австралия.

Гриб хорошо растет в культуре. Скорость роста на кукурузно-мучном агаре при 25 °С 30 мм.

P. oligandrum от близких по морфологии видов *P. acanthicum* и *P. periplocum* отличается более длинными и острыми шипами на оогонии и формой отдельных частей, составляющих комплекс спорангия.

Плаатс-Нитеринк (Plaats-Niterink, 1981) считает, что *P. amasculinum* Yu и *P. sinense* Yu морфологически мало отличаются от *P. oligandrum* и

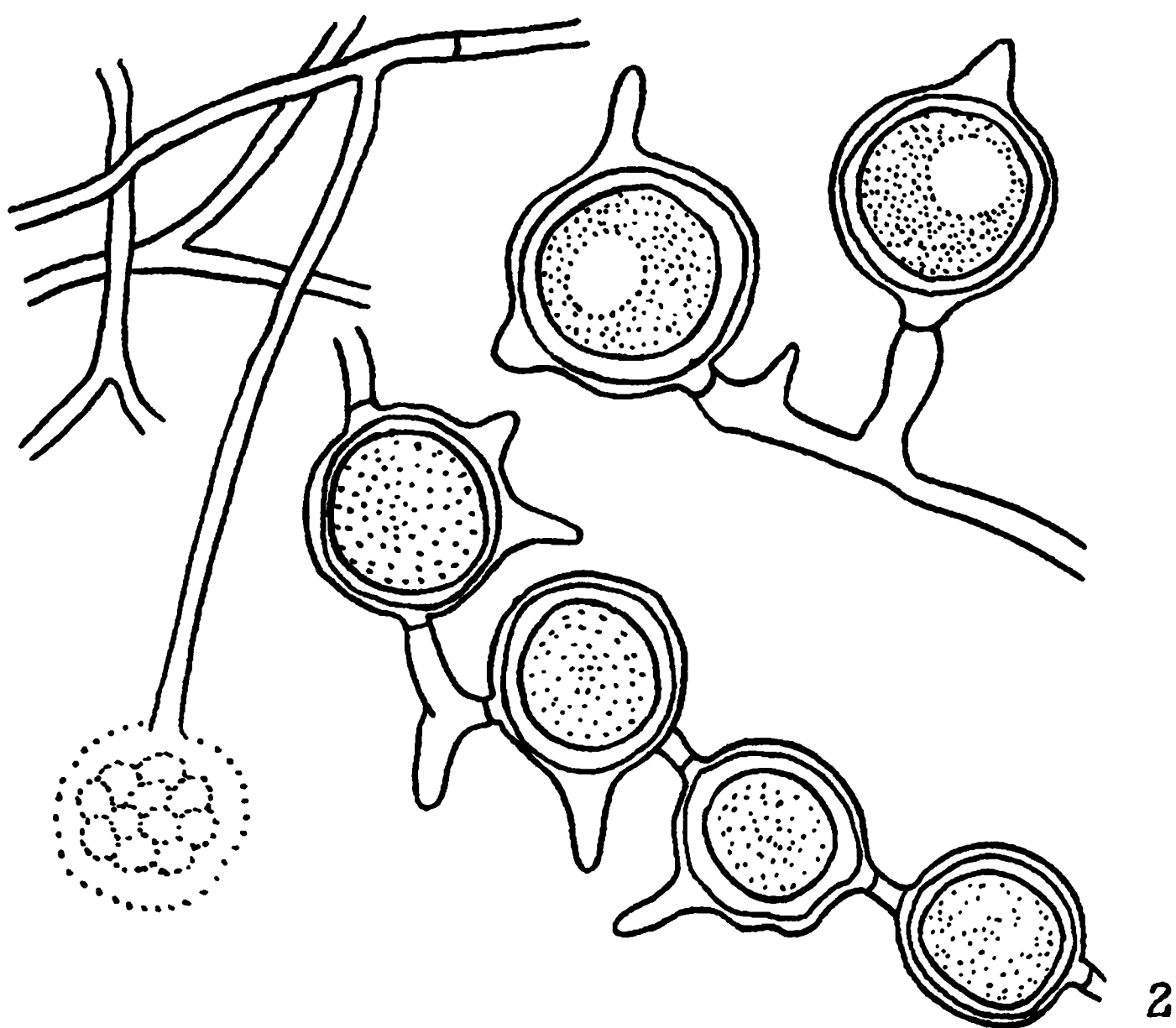
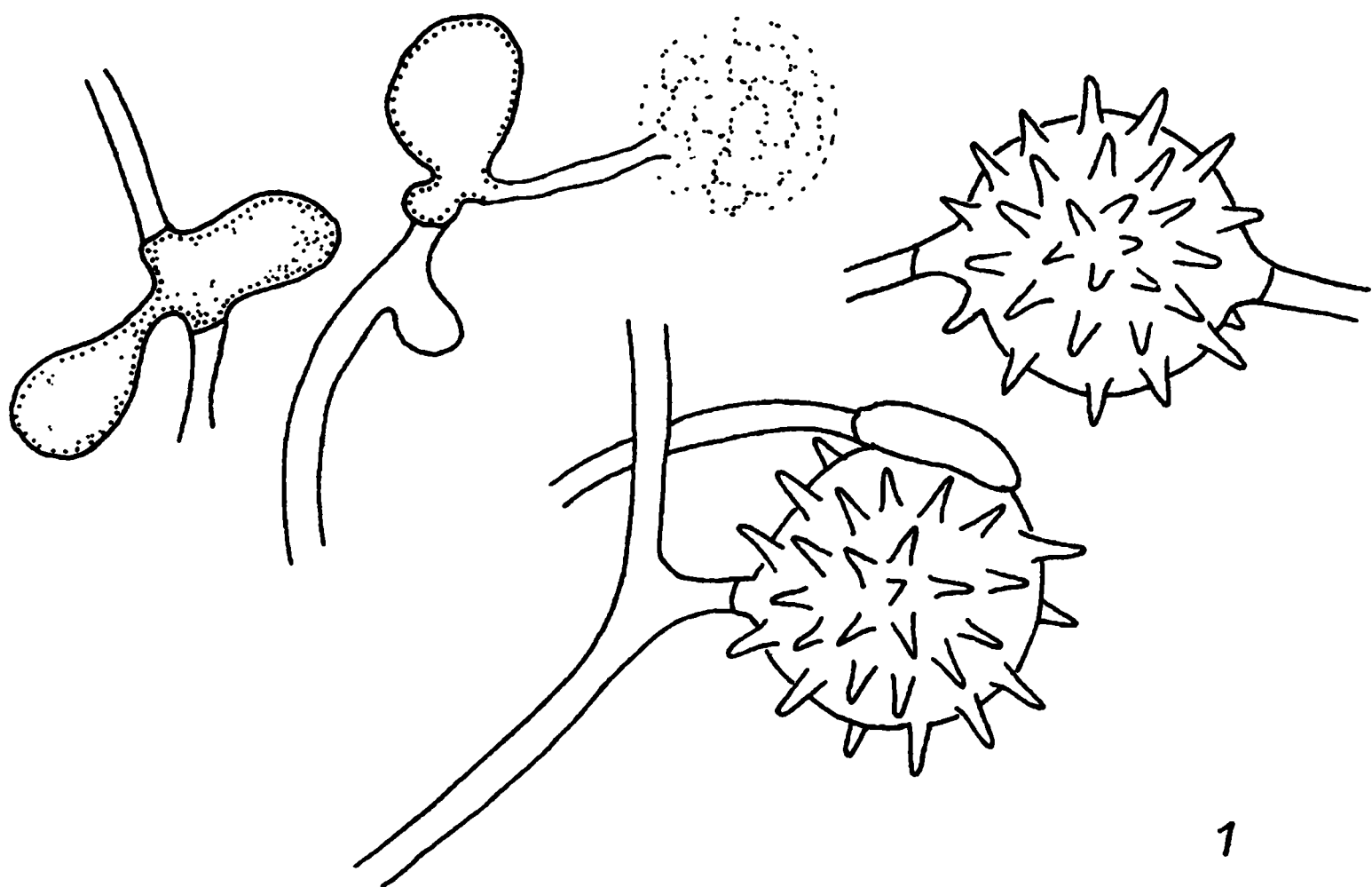


Таблица XIV

1 — P. oligandrum Drechs., *2 — P. papillatum* Matthews (по: Matthews, 1931).

могут быть его синонимами. По мнению автора этих видов (Yu, Ma, 1989), морфолого-культуральные отличия достаточны для того, чтобы *P. amasculinum* и *P. sinense* считать самостоятельными видами.

Изучали влияние особенностей культуральной среды на мицелиальный рост и прорастание ооспор (McQuilken et al., 1992), генетику гриба (Martin, 1991), особенности микопаразитизма (Laing, Deacon, 1991), зависимость от других микопаразитов в почве (Mulligan et al., 1995). Имеются сведения об ингибирующем действии *P. oligandrum* на рост *Fusarium culmorum* (W.G.Smith) Sacc., *Rhizoctonia solani* Kuhn, *Trichoderma koningii* Oudem., *T. viride* Pers. (Veselý, 1978) и о возможности использования этих свойств гриба при разработках биологических методов борьбы с некоторыми болезнями (Veselý, 1978).

28. ***Pythium papillatum*** Matthews, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 43: 231. 1928.

Икон.: Matthews, l.c., 1928, pl. 35 (iconotyp.).

Гифы неравномерные по толщине, 2.5—8 мкм толщ. Спорангии нитевидные, часто разветвленные, прорастающие зооспорами; циста 7.5—12 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, по 2—5 в цепочке, сферические, 16—27 мкм диам., оболочка гладкая или с 1—3 выростами. Антеридии отсутствуют. Ооспора одиночная (редко 2), плеротическая, с гладкой оболочкой (табл. XIV, 2).

В почве и воде, в частности в очистных водоемах сахарных заводов. Известен на *Hordeum vulgare*.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Сев. Америка (США).

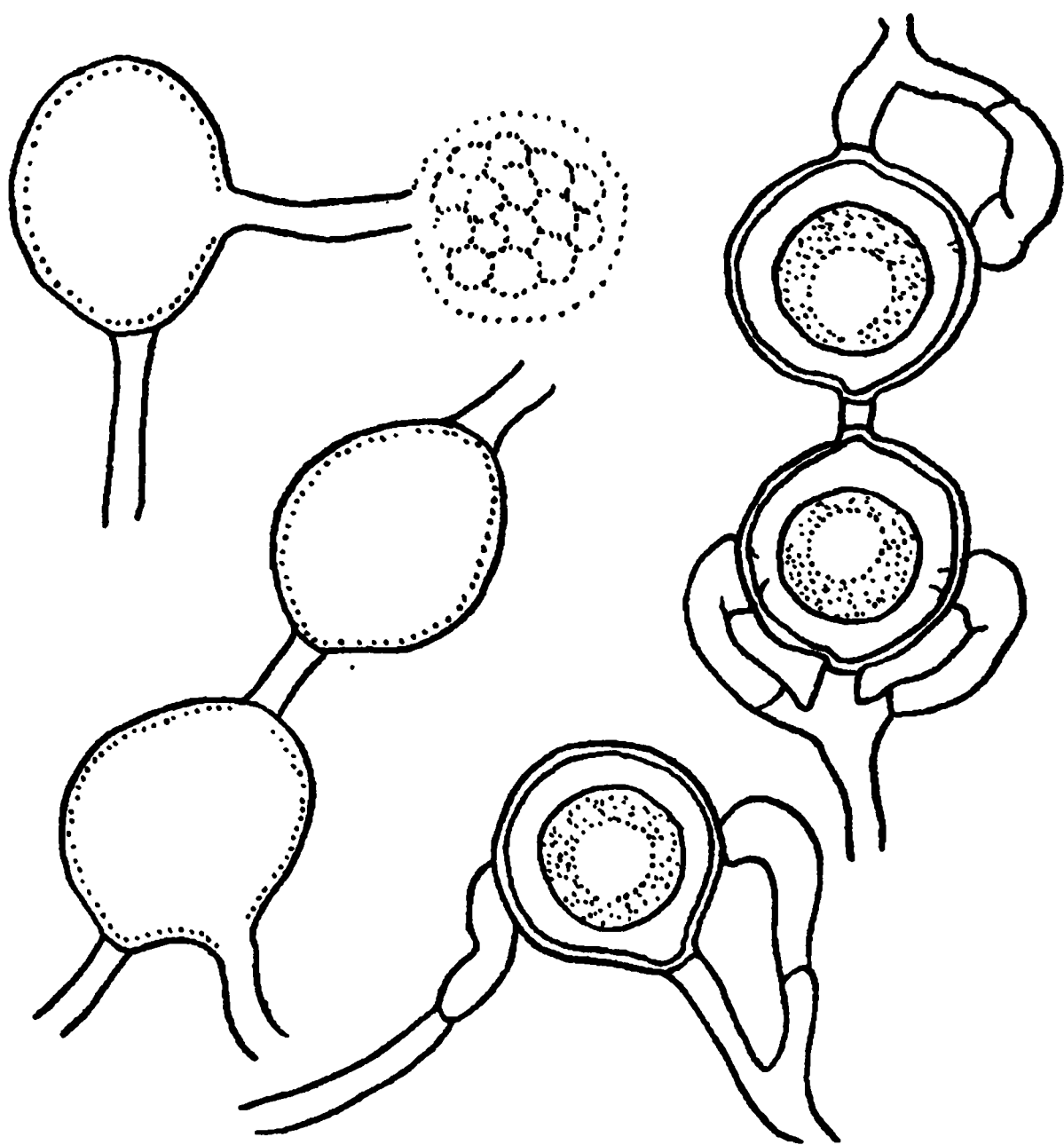
От близких по морфологии видов *P. monospermum* и *P. marinum* отличается расположенными в цепочке оогониями, на оболочке которых встречаются выросты, а также отсутствием антеридиев.

29. ***Pythium paroecandrum*** Drechs., J. Wash. Acad. Sci. 20: 406. 1930.

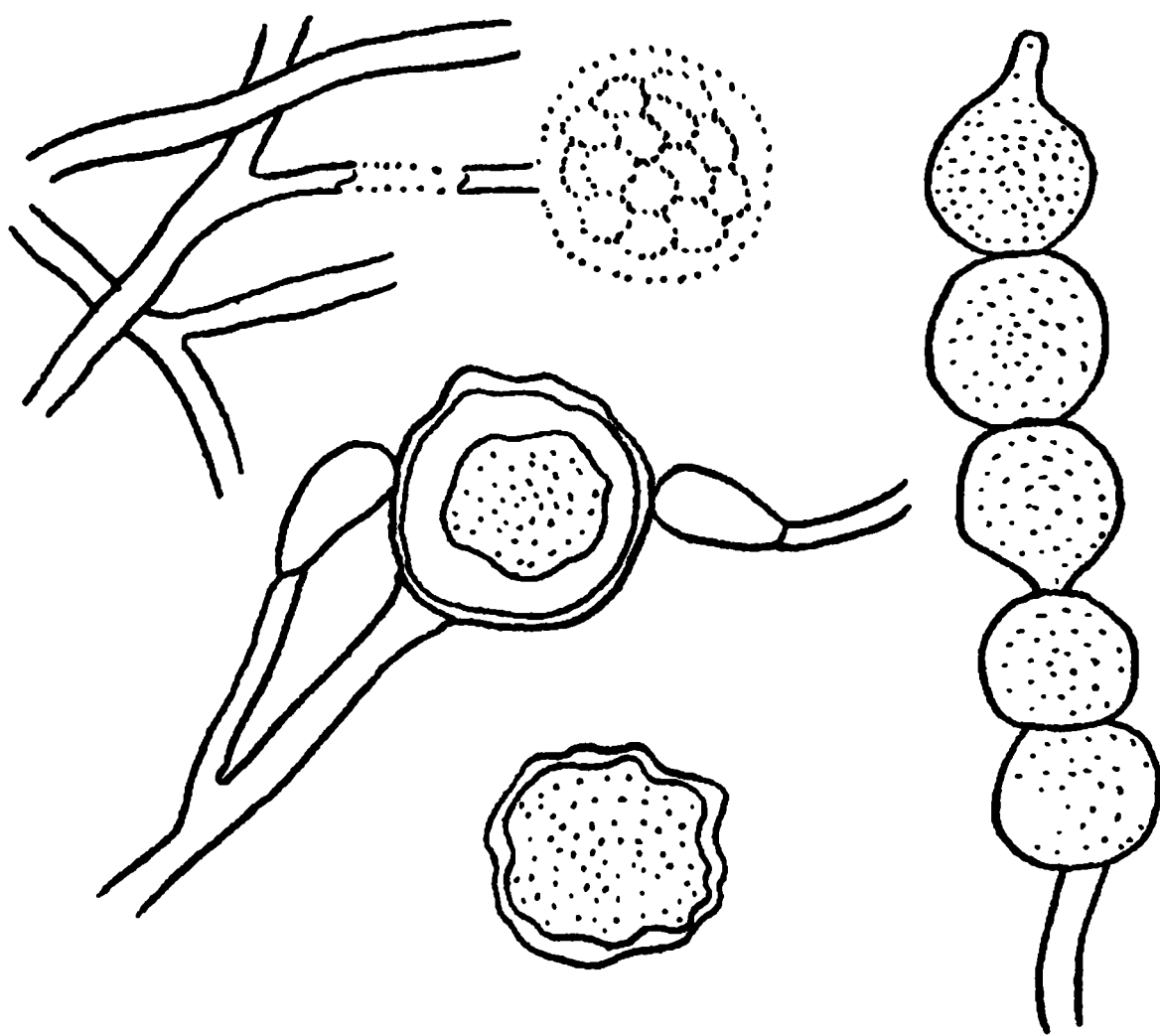
Икон.: Drechsler, Phytopathology, 1940, 30, 189, fig. 1—3; Middleton, Mem. Torrey Bot. Club, 1943, 20, 1, fig. 10; Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 1981, 21, fig. 62; Yu, Ma, Mycosystema, 1989, 2, fig. 33.

Гифы разветвленные, 2.7—9 мкм толщ., образуют булабовидные, с загнутыми вершинами аппрессории, 8—11 мкм шир. Спорангии интеркалярные, реже терминальные, на длинной боковой ветви, сферические, эллипсоидальные, 12—33 мкм диам.; прорастают зооспорами; циста 9—11 мкм диам. Оогонии интеркалярные, иногда в цепочке, редко терминальные, сферические, 11—28 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, диклинные, часто сидячие, почти без антеридиальной ветви, гипогинные, 1—4 у оогония, грушевидные, мешковидные, клювовидно изогнутые; антеридиальная клетка соприкасается с оогонием верхушечной частью, заметна оплодотворяющая трубка. Ооспора аплеротическая, 9—22 мкм диам., с гладкой оболочкой 1—1.5 мкм толщ. (табл. XV, 1).

В почве и воде. Известен на *Allium vineale*, *Aloe* sp., *Antirrhinum*



1



2

Таблица XV

1 — P. paroescandrum Drechs., *2 — P. perniciosum* Serbinow.

sp., *Cactus* sp., *Chrysanthemum* sp., *Medicago sativa*, *Persica vulgaris*, *Tulipa* sp. и др.

Европ. ч. (Курск., Лен., Моск.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Германия, Ирландия, Нидерланды, Словакия, Чехия), Азия (Израиль, Ливан), Сев. Америка (США), Южн. Америка (Аргентина), Австралия.

Гриб хорошо растет на картофельно-глюкозном, кукурузно-мучном и картофельно-морковном агарах. Скорость роста на последнем при 25 °С 20—25 мм.

От близких по морфологии видов отличается: от *P. irregulare* — оогониями с гладкой оболочкой, от *P. rostratum* и *P. salpingophorum* — аплеротической ооспорой, от *P. ultimum* — присутствием интеркалярных антеридиев и более тонкой оболочкой ооспор.

У *P. paroecandrum* изучали влияние холестерина на ооспорообразование (Defago, Kern, 1975).

30. ***Pythium perniciosum*** Serbinow, Бот. зап. СПб. ун-та, 28: 29. 1912; *Nematosporangium perniciosum* (Serbinow) Jacz., 1931.

Икон.: Сербинов, там же, 1912, 3 табл. (iconotyp.).

Гифы 5—9.5 мкм толщ., встречаются оидии, хламидоспоры. Спорангии нитевидные, прорастающие зооспорами; циста 8—12 мкм диам. Оогонии терминальные, шаровидные, 18—30 мкм диам.; оболочка гладкая, иногда с незначительными выступами. Антеридии моноклинные, диклинные, 1—2 у оогония; антеридиальная клетка булавовидная, изогнутая, соприкасается с оогонием верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, 13—24 мкм диам., часто с неровной, бугорчатой коричневой оболочкой, прорастает ростковой трубкой (табл. XV, 2).

На *Nicotiana tabacum*, в почве. Известен на *Hibiscus* sp., *Viola tricolor*, на растительных остатках.

Европ. ч. (Краснодар.). — Европа (Нидерланды, Украина), Азия (Грузия, Индия, Индонезия), Сев. Америка (США).

Гриб хорошо растет на картофельно-глюкозном, морковном и кукурузно-мучном агарах, среде Чапека. Колонии пушистые, при соприкосновении со стенками чашек Петри или пробирок гифы образуют аппрессории. Скорость роста на кукурузно-мучном агаре при 25 °С 16 мм.

P. perniciosum отличается от других видов этого рода ооспорой с неровной оболочкой; от *P. pythioides*, у которого тоже неровная оболочка ооспоры, — нитевидным спорангием и наземной средой обитания.

Изучали морфолого-биологические особенности гриба (Богоявленская, Пыстина, 1974).

31. ***Pythium polymastum*** Drechs., J. Wash. Acad. Sci. 20: 412. 1930.

Икон.: Drechsler, Phytopathology, 1939, 29: 1005; Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 1981, 21, fig. 67.

Гифы до 9 мкм толщ. Спорангии интеркалярные, редко терминальные, шаровидные, сплюсненные, эллипсоидальные или неправильной

мешковидной формы, 20—50 мкм диам., эмиссионная трубка от 20 до 200 мкм дл.; циста 8—10 мкм диам. Оогонии терминальные, часто на короткой боковой ветви, шаровидные, 25—65 мкм диам., с шиповатой оболочкой; шипы сосочкообразные, расположены часто и равномерно, 5(—8) мкм дл. и 5—6 мкм шир. в основании. Антеридии диклинные, 1—4 у оогония, терминальные, интеркалярные; антеридиальная ветвь часто с вздутиями или ответвлениями; антеридиальная клетка крупная, неправильной формы, соприкасается с оогонием расширяющейся верхушечной частью вблизи основания оогония. Ооспора аплеротическая, 20—55 мкм диам., с гладкой оболочкой 2—5 мкм толщ. (табл. XVI, 1).

На видах *Brassica*, на *Bellis perennis*, *Capsella bursa-pastoris*, *Daucus carota*, *Euphorbia pulcherrima*, *Lactuca sativa*, *Lunaria annua*.

Европ. ч. (Лен.). — Европа (Англия, Нидерланды), Сев. Америка (Канада, США).

Гриб хорошо растет на картофельно-глюкозном агаре. Зооспоры образуются при перенесении с агара в стерильную воду при 15 °С.

Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °С 25 мм.

От близкого по морфологии вида *P. mastophorum*, у которого тоже сосочкообразные шипы на оогонии, отличается, как правило, интеркалярными спорангиями и наличием нескольких антеридиев.

32. *Pythium polypapillatum* T. Ito, J. Jap. Bot. 20: 58. 1944; ? *P. paddicum* Hirane, 1960.

Икон.: T. Ito, l.c., 1944: 58, figs. a—g (iconotyp.).

Гифы ровные, 2.5—8 мкм толщ. Спорангии терминальные, одиночные, шаровидные, грушевидные, 23—35 мкм диам., способные к пролиферации; прорастают зооспорами. Оогонии интеркалярные или терминальные, сферические, 16—28 мкм диам., оболочка с выростами, выросты пальцевидные, туповершинные, иногда расширяющиеся или роговидно раздваивающиеся на конце, 5—25 мкм дл. и 2—5 мкм шир. у основания. Антеридии моно- или диклинные, редко гипогинные, 1—4 у оогония, булавовидные. Ооспора аплеротическая (табл. XVI, 2).

В воде.

Европ. ч. (Карелия). — Европа (Украина), Азия (Япония).

От видов со сферическими, способными к пролиферации спорангиями, и оогониями, имеющими выросты на оболочке, *P. polypapillatum* легко отличается своеобразными, разветвленными выростами оболочки оогония.

Проводилось исследование, при котором сравнивались *P. polypapillatum* и *P. paddicum* (Fukui et al, 1987). Последний характеризуется короткими почковидными выпячиваниями на оогонии, но при выращивании на особой среде у него также образовывались длинные разветвленные выросты, что послужило авторам основанием для утверждения об идентичности этих видов.

P. paddicum описан из Японии, где был обнаружен на *Allium cepa*, *Alopecurus fulvus*, *Astragalus sinicus*, *Avena sativa*, *Brassica rapa*, *B. si-*

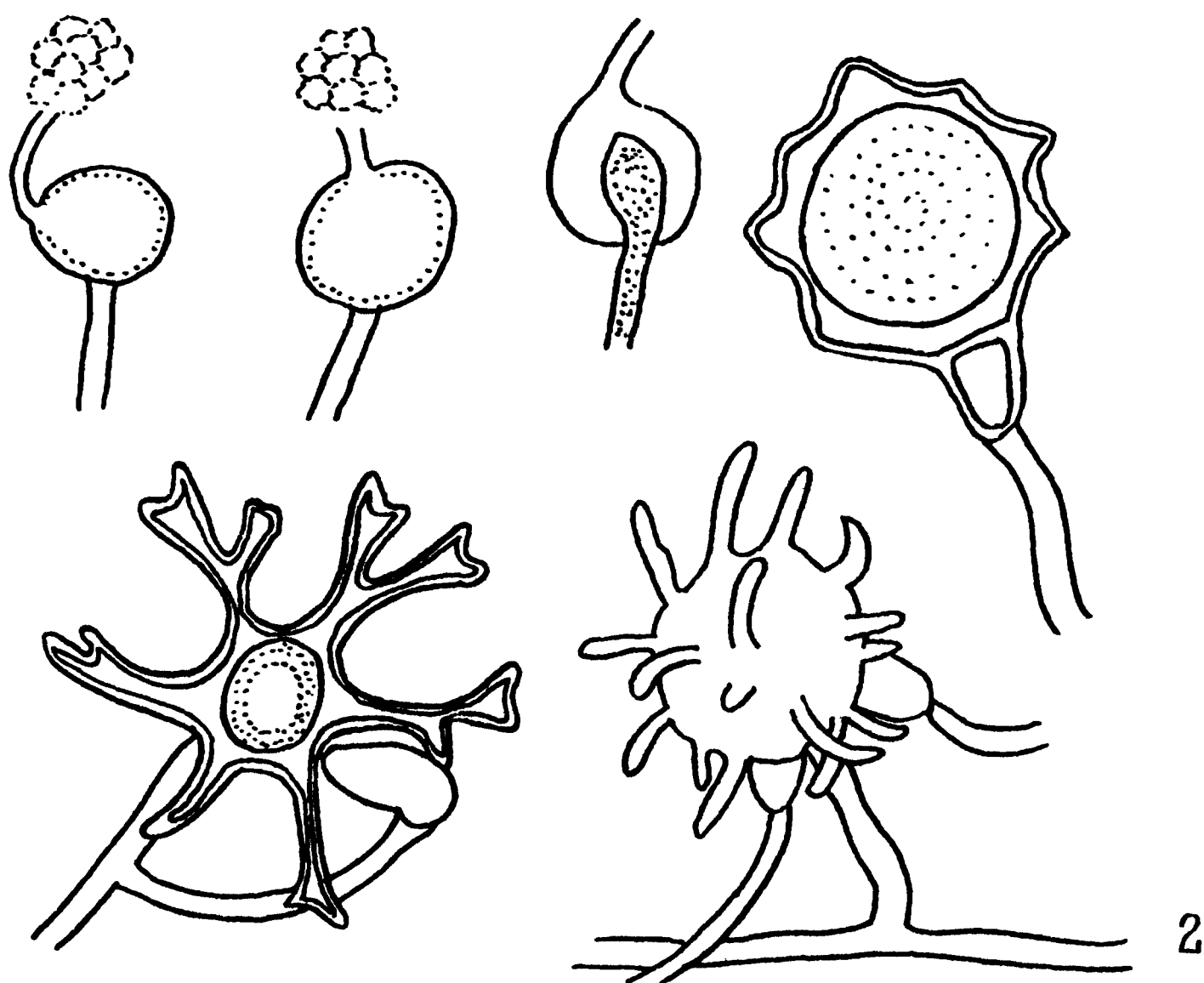
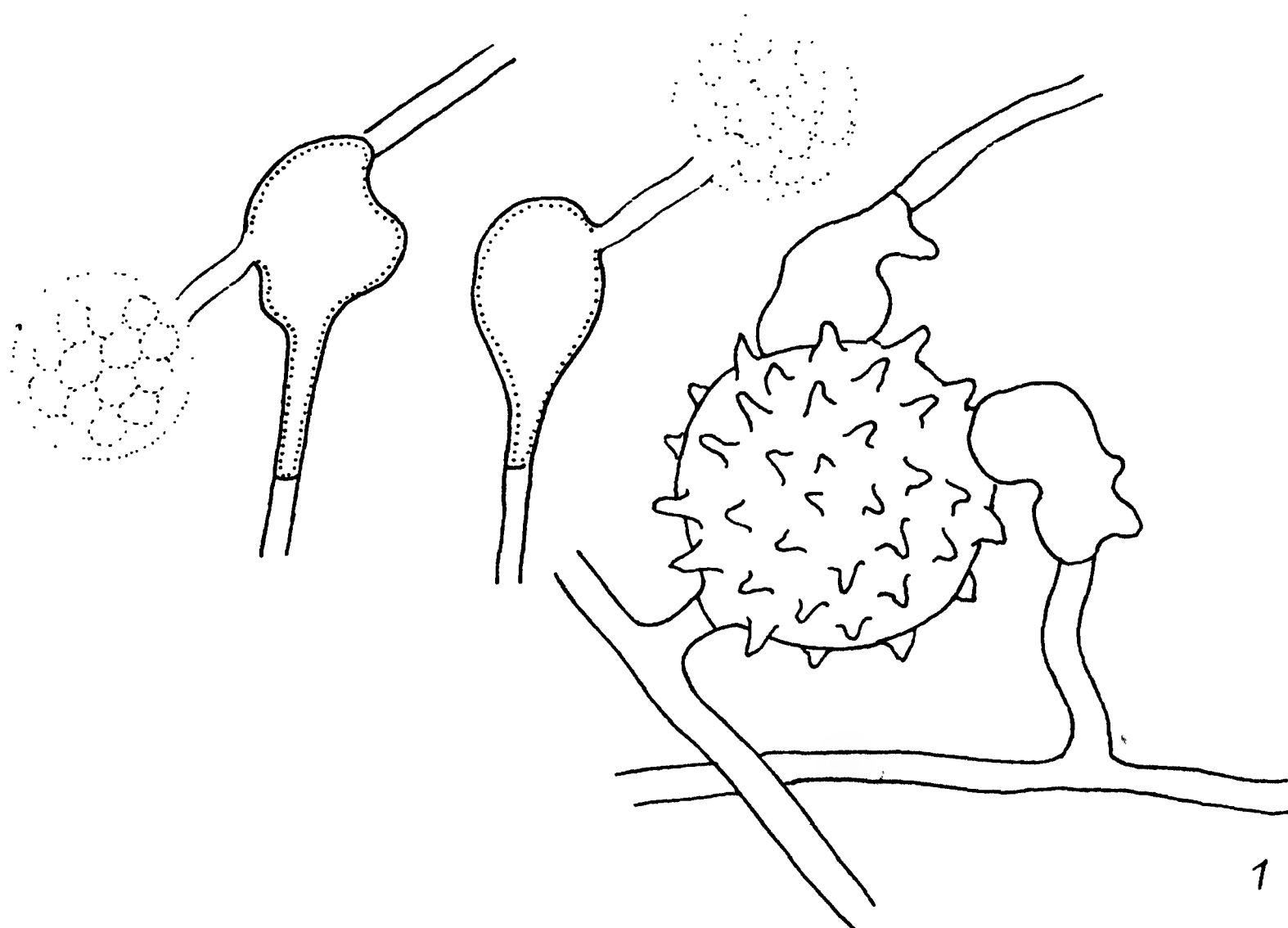


Таблица XVI

1 — P. polymastum Drechs., *2 — P. polyapillatum* T. Ito (по: T. Ito, 1944).

nensis, *Cardamine flexuosa*, *Hordeum vulgare*, *Lactuca debilis*, *Nasturtium palustre*, *Oryza sativa*, *Rhaphanus sativus*, *Triticum aestivum*.

33. ***Pythium pulchrum*** Minden in Falck, Mycol. Untersuch. Ber. 1: 227. 1916; *P. epigynum* Höhnk, 1932.

Икон.: in Falck, l.c., 1916, text figs. 25—26, pl. 4, figs. 49—55 (iconotyp.); Matthews, Studies on the genus *Pythium*, 1931, pls. 20—21; Middleton, Mem. Torrey Bot. Club, 1943, 20, 1, fig. 8.

Гифы 1.5—7 мкм толщ. Спорангии терминальные, интеркалярные, часто в цепочке, сферические, грушевидные, эллипсоидальные, 24—48 мкм диам.; циста 11—16 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, иногда по 2—5 в цепочке, шаровидные, 19—38 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии гипогинные, реже моноклинные, иногда диклинные, 1—2 у оогония; антеридиальная клетка булавовидная, соприкасается с оогонием верхушечной частью. Ооспора одиночная (редко 2), аплеротическая, 13—30 мкм диам., с оболочкой 1—3 мкм толщ. (табл. XVII, 1).

В почве и воде на остатках растительного и животного происхождения. Известен на растениях родов *Antirrhinum*, *Callistephus*, *Medicago*, *Persea*, *Pyrus*, *Zea*, на *Saccharum officinarum*.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Германия, Исландия, Словакия, Украина, Чехия), Азия (Китай, Япония), Сев. Америка (США), Юж. Америка (Бразилия).

От близких по морфологии видов *P. hypogynum*, *P. paroecandrum*, *P. rostratum* отличается спорангиями, часто расположенными в цепочке.

P. epigynum, особенности которого заключаются в основном в наличии сидячих антеридиев и 2 ооспор в оогонии, не является самостоятельным видом, так как эти признаки присущи и *P. pulchrum* (Plaats-Niterink, 1981).

34. ***Pythium pythioides*** (Roze et Cornu) Ramsb., Trans. Brit. Mycol. Soc. 5: 315. 1916. — *Cystosiphon pythioides* Roze et Cornu, 1869; *Pythium cystosiphon* Lindstedt, 1872.

Икон.: Roze, Cornu, Ann. Sci. nat., Bot., ser. 5, 1869, 11: 72, pl. 3.

Гифы тонкие. Спорангии шаровидные, эллипсоидальные, 20 мкм диам., эмиссионная трубка длинная, везикула образуется вне клетки растения-хозяина; циста 8—16 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, сферические, 15—25 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, булавовидные, 1(2—3) у оогония. Ооспора аплеротическая, с толстой структурной розовой оболочкой (табл. XVII, 2).

В воде. Известен на *Lemna minor*, *L. gibba*, *Wolffia michelii* и *Riccia fluitans*.

Европ. ч. (Лен.). — Европа (Франция), Азия (Узбекистан), Африка (Алжир).

В 1869 г. был описан род *Cystosiphon* с видом *C. pythioides*, который авторы поместили между сапролегниевыми и пероноспоровыми грибами

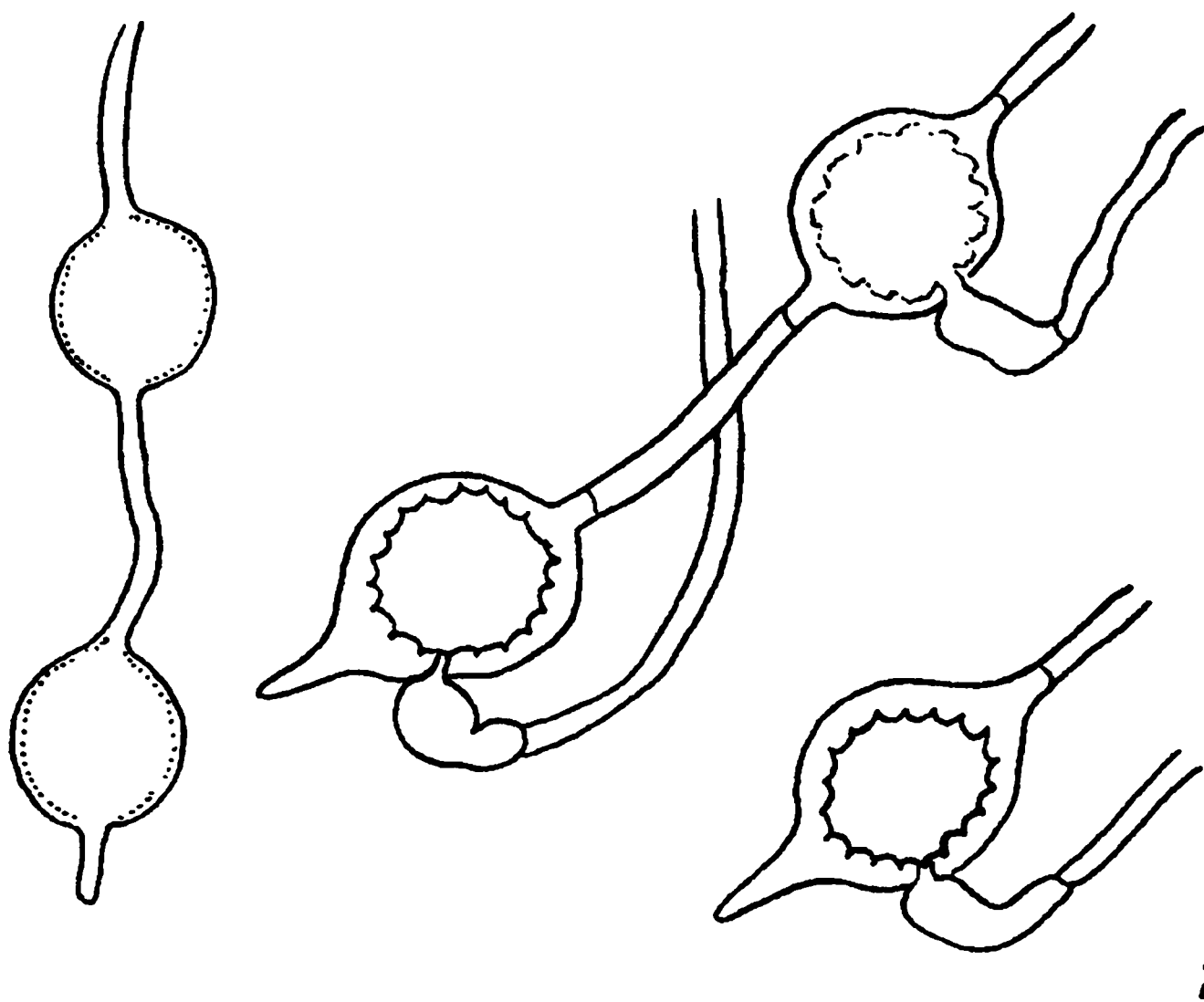
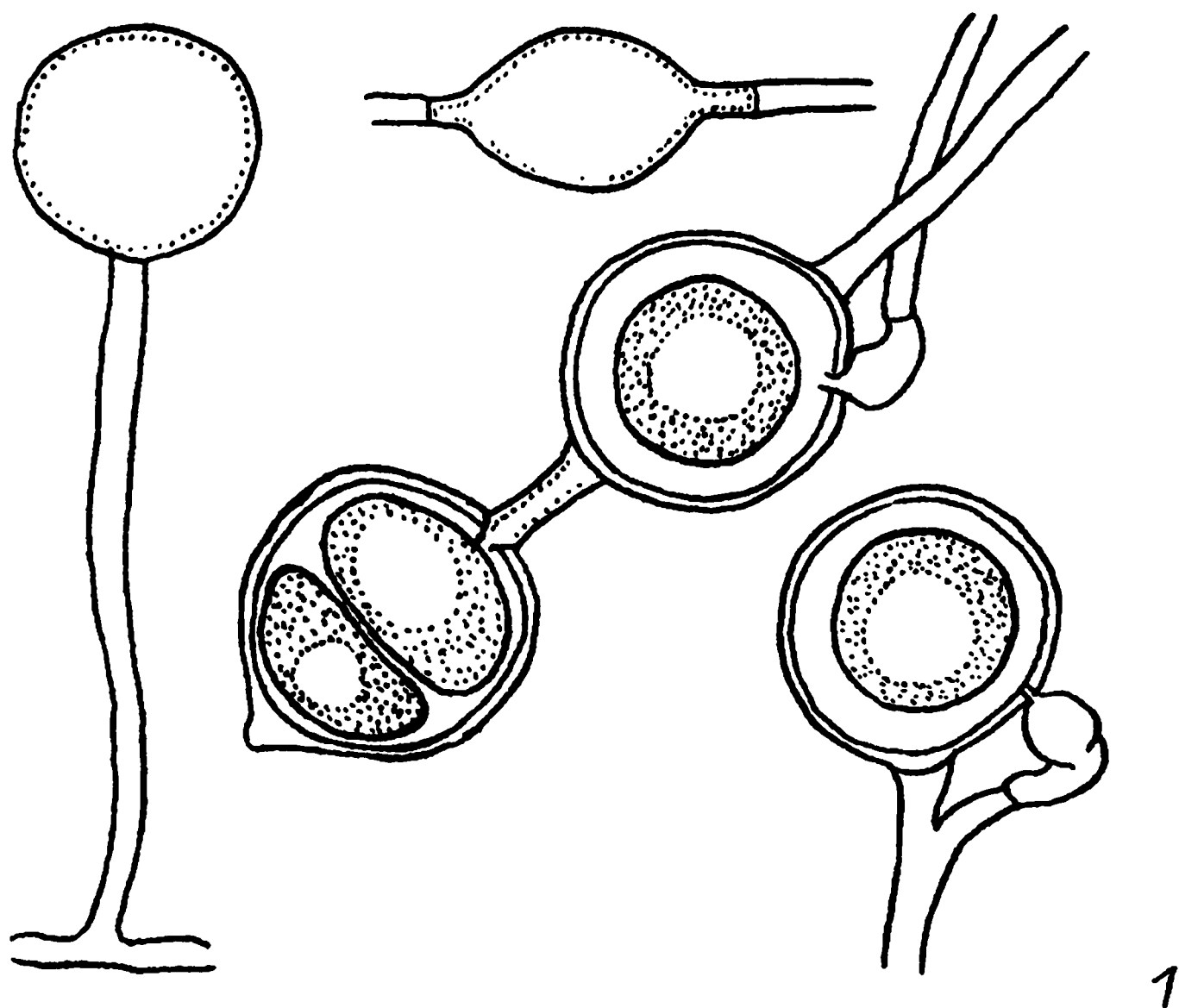


Таблица XVII

1 — *P. pulchrum* Minden, 2 — *P. pythioides* (Roze et Cornu) Ramsb. (по: Lohde, 1874).

(Roze, Cornu, 1869). Позже была установлена идентичность этого рода роду *Pythium* и вид был назван *P. cystosyphon* (Lindstedt, 1872). В 1916 г. вид переименован в *P. pythioides* (Ramsbottom, 1916). Несмотря на то что последнее название, данное согласно правилам ботанической номенклатуры, является единственно верным, в монографиях по роду *Pythium* (Matthews, 1931; Middleton, 1943) приводится видовое название *P. cystosyphon*.

35. ***Pythium rostratum*** Butler, Mem. Dept. Agr. Ind., Bot. ser. 1, 5: 84. 1907; *P. diameson* Sideris, 1932; ? *P. plerosporon* Sideris, 1932.

Икон.: Butler, l.c., 1907, pl. 5, figs. 11—22 (iconotyp.); Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 1981, 21, fig. 74; Yu, Ma, Mycosystema, 1989, 2, fig. 37.

Гифы 6—8 мкм толщ., геммы расположены цепочками. Спорангии терминальные, интеркалярные, шаровидные, яйцевидные, лимоновидные, 20—34 мкм диам., эмиссионная трубка возникает сбоку; циста 8—11 мкм диам. Оогонии интеркалярные, часто в цепочках, иногда терминальные, сферические, 15—29 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии 1—2 у оогония, часто без антеридиальной ветви — сидячие, моноклинные, гипогинные; антеридиальная клетка булавовидная, соприкасается с оогонием своей верхушкой. Ооспора плеротическая, 13—27 мкм диам., с гладкой оболочкой 2 мкм толщ. (табл. XVIII, 1).

В почве и воде. Известен на высших растениях из родов *Allium*, *Ananas*, *Antirrhinum*, *Avena*, *Begonia*, *Cajanus*, *Canavalia*, *Citrus*, *Cleyera*, *Erica*, *Fragaria*, *Fuchsia*, *Hordeum*, *Ilex*, *Ipomoea*, *Lactuca*, *Lathyrus*, *Lupinus*, *Lycopersicon*, *Medicago*, *Nemophila*, *Oryza*, *Panicum*, *Pennisetum*, *Persea*, *Phaseolus*, *Photinia*, *Pinus*, *Prunus*, *Rosa*, *Saccharum*, *Solanum*, *Spinacia*, *Trifolium*, *Triticum*, *Vicia*, *Zea*. Отмечается как очень слабый патоген.

Европ. ч. (Карелия, Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Англия, Германия, Дания, Исландия, Нидерланды, Украина, Франция), Азия (Индия, Китай, Ливан), Сев. Америка (Канада, США), Юж. Америка (Аргентина), Австралия.

На картофельно-глюкозном и кукурузно-мучном агарах гриб дает плоские небольшие колонии. Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °C 8 мм.

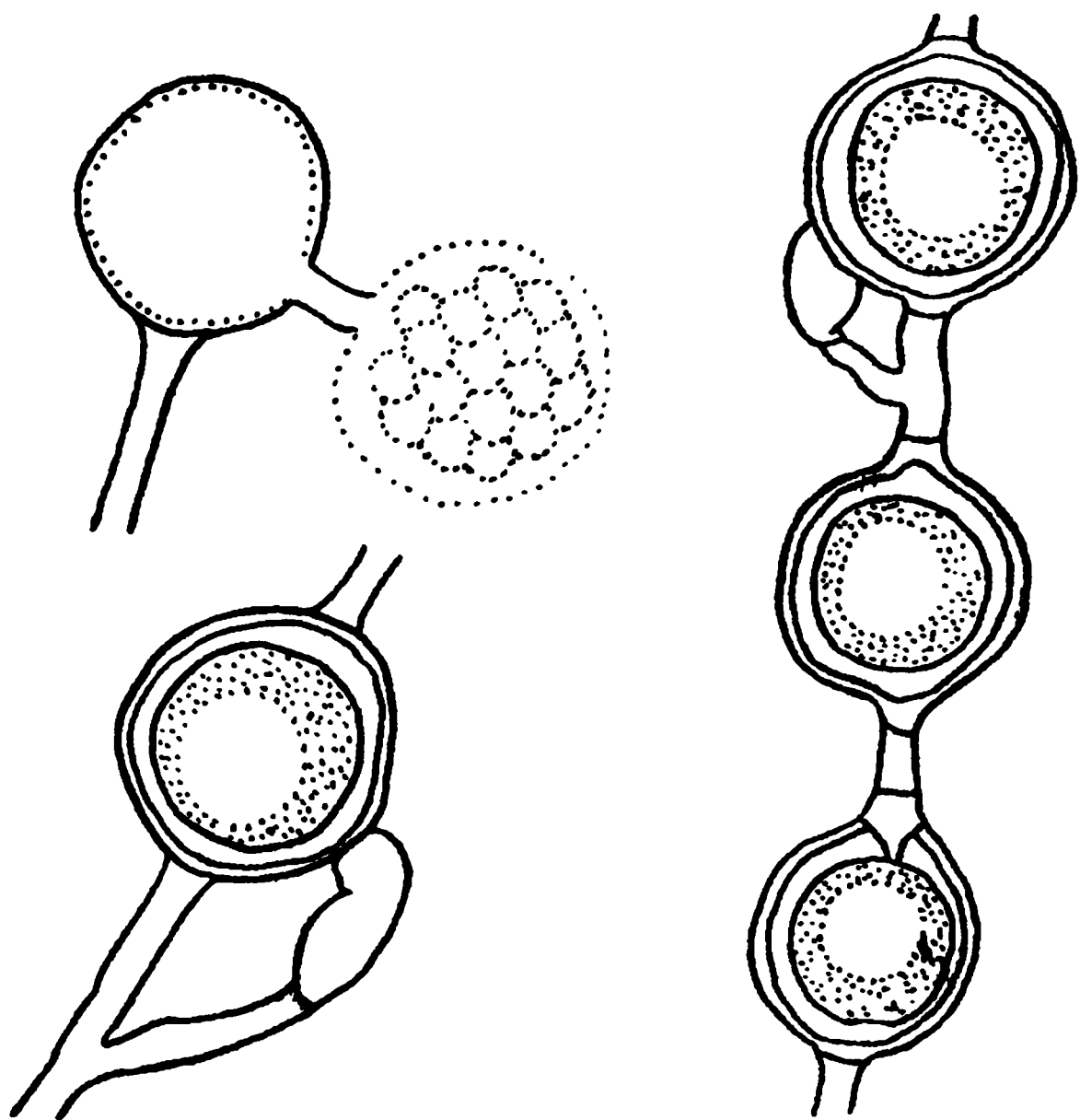
От близкого по морфологии *P. hypogynum* отличается преимущественно интеркалярными оогониями, а от *P. pulchrum* — плеротической ооспорой.

Краткое описание вида *P. plerosporon*, по которому его трудно определить с достоверностью, и приводимый автором рисунок указывают на возможное сходство этого вида с *P. rostratum*.

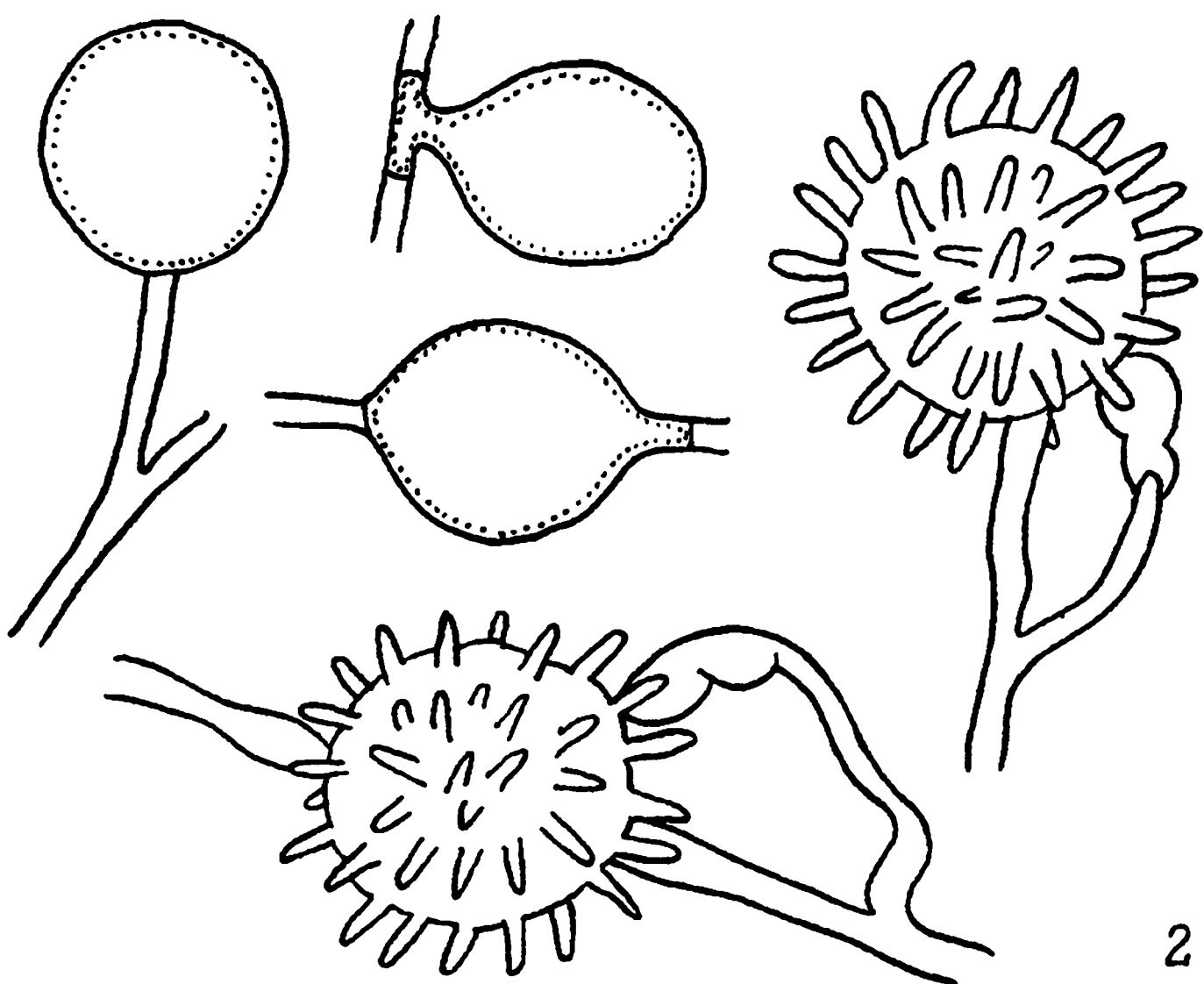
36. ***Pythium spinosum*** Sawada apud Sawada et Chen, Trans. nat. Hist. Soc. Formosa 16: 199. 1926; ? *P. artotrogus* d By. var. *macracanthum* Sideris, 1932; ? *P. betae* Takahashi, 1972.

Икон.: Sawada, Dep. Agric. Res. Inst. Formosa, Part 3, 1927, 27: 5, 7 figs. (iconotyp.); Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 1981, 21, fig. 78; Yu, Ma, Mycosystema, 1989, 2, fig. 41.

Гифы 2.5—6 мкм толщ. Спорангии терминальные, интеркалярные,



1



2

Таблица XVIII

1 — P. rostratum Butler, *2 — P. spinosum* Sawada.

сферические, веретеновидные, 15—35 мкм диам., прорастающие ростковой трубкой, реже зооспорами; циста 9 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, овальные, эллипсоидальные, лимоновидные, 13—27 мкм диам., оболочка шиповатая, шипы пальцевидные, ровные, с тупой вершиной, 3—8 мкм дл., 1.5—2 мкм шир., иногда конические. Антеридии моноклинные, реже диклинные, редко гипогинные, 1—2 у оогония, 12—32 мкм дл., 3—5 мкм шир. Ооспора одиночная, плеротическая, иногда аплеротическая, 10—25 мкм диам., с гладкой оболочкой 1—1.5 мкм толщ. (табл. XVIII, 2).

В почве и воде. Известен на многих видах высших растений.

Европ. ч. (Лен., Моск.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Англия, Болгария, Нидерланды, Словакия, Украина, Чехия), Азия (Индия, Китай, Япония), Сев. Америка (США), Юж. Америка (Аргентина), Африка, Австралия.

Гриб хорошо растет на картофельно-глюкозном и кукурузно-мучном агарах, колонии подушковидные, плотные. Скорость роста на последней среде при 25 °С 30—35 мм (*P. betae* растет в тех же условиях со скоростью 8 мм).

До недавнего времени считалось, что у *P. spinosum* нет спорангиев, а имеются гифальные вздутия до 33 мкм диам. с 1—2 пальцеобразными выростами; эти мицелиальные образования прорастают только ростковой трубкой. Впервые образование зооспор было обнаружено у изолята из Африки (Botha, 1993).

От других видов, характеризующихся шиповатой оболочкой оогония, *P. spinosum* отличается пальцевидной формой равномерно расположенных шипов.

37. ***Pythium sylvaticum*** Campbell et Hendrix, Mycologia. 59: 274. 1967; *P. debaryanum* Hesse var. *pelargonii* Braun, 1925.

Икон.: Plaats-Niterink, Acta bot. neerl., 1968, 17: 320—329, figs. 1—12.

Гифы 9—11 мкм диам., имеются булабовидные или серповидные аппрессории, одиночные или в комплексе. Спорангии и зооспоры не известны. Встречаются гифальные вздутия, интеркалярные или терминальные, шаровидные или лимоновидные, около 30 мкм диам. Гриб гетероталлический. Оогонии в одиночных культурах образуются редко. Обильно возникают на границе выращиваемых вместе двух изолятов. Оогонии терминальные или интеркалярные, сферические, 16—21 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, 2—4 у оогония; антеридиальная ветвь часто разветвленная, как бы охватывающая оогоний; антеридиальная клетка мешковидная, широко соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, 13—18 мкм диам., с гладкой оболочкой 1—2 мкм толщ. (табл. XIX, 1).

В почве и воде. Известен на многих видах высших растений.

Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Болгария, Ирландия, Нидерланды, Норвегия), Азия (Израиль, Япония), Сев. Америка (Канада, США).

При культивировании на картофельно-морковном агаре при 25 °С скорость роста 30 мм.

Было высказано мнение (Hendrix, Campbell, 1974), что *P. debary-*

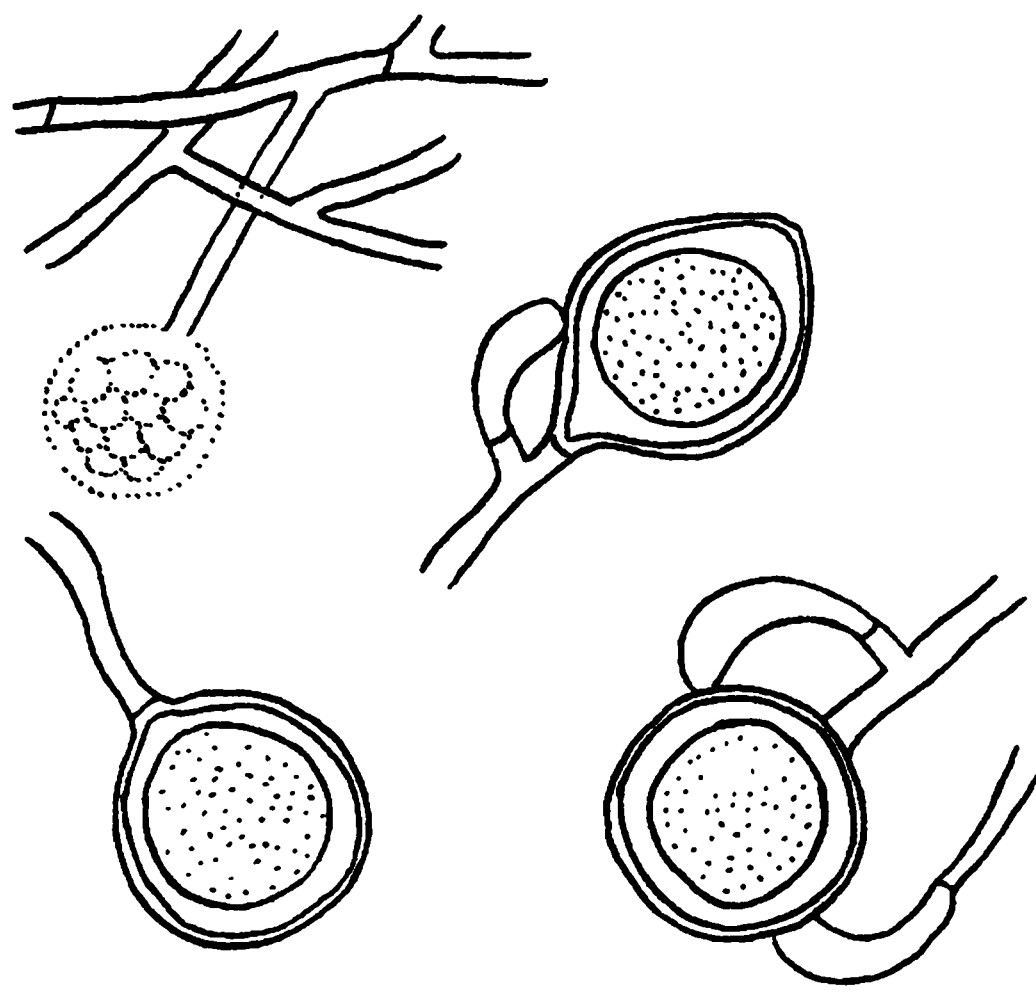
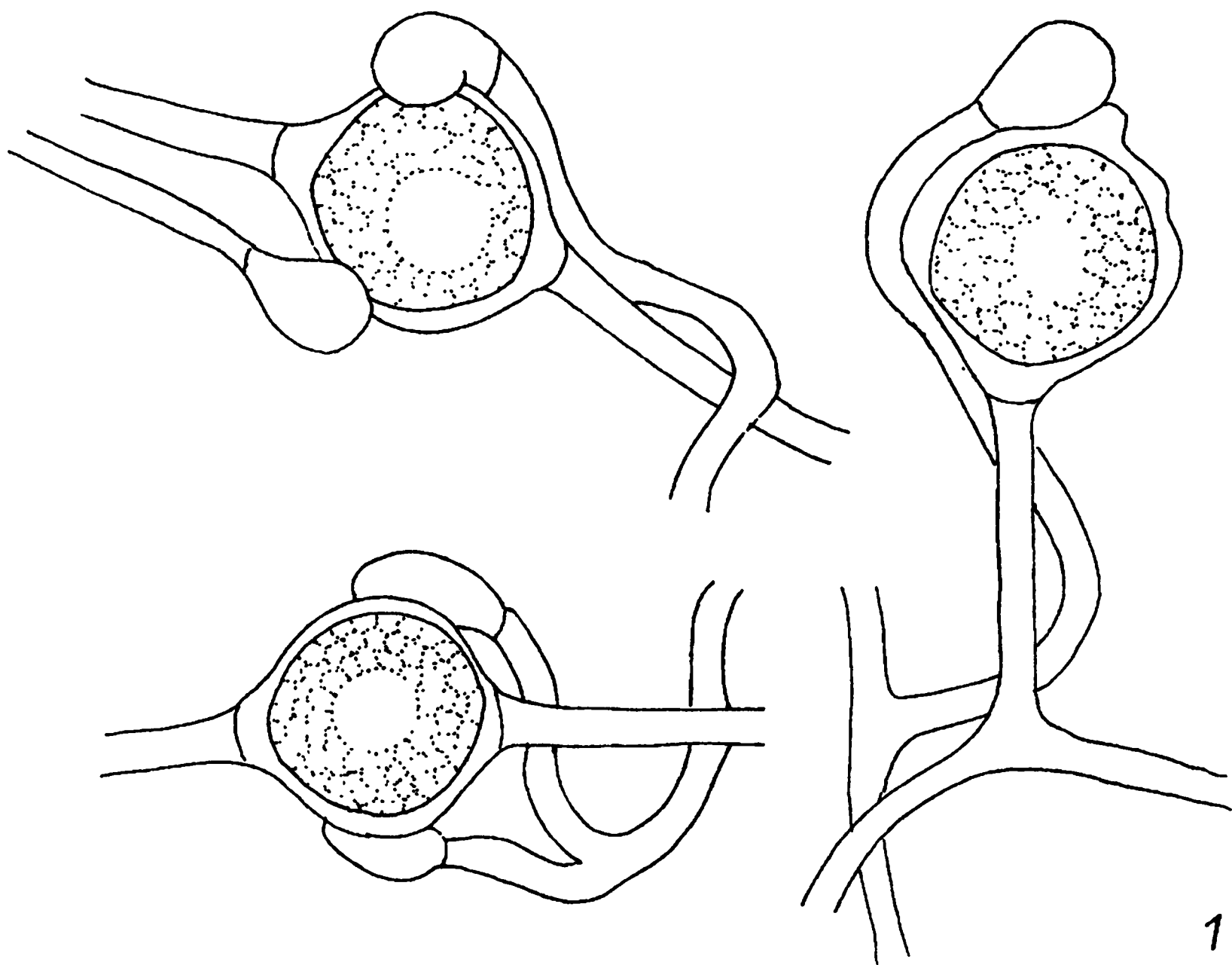


Таблица XIX

1 — P. sylvaticum Campbell et Hendrix, *2 — P. tenue* Gobi.

anum Hesse sensu Middleton и *P. debaryanum* var. *viticola* Jain следует считать синонимами *P. sylvaticum*.

P. sylvaticum — один из известных в этом роде гетероталличных видов. Ряд работ посвящен его таксономии и изучению условий формирования половой репродукции (Papa et al., 1967; Plaats-Niterink, 1968; Kaosuri, Hendrix, 1972; Pratt, Green, 1971, 1973; Pratt, Mitchell, 1973), генетическим особенностям (Gavino, Frank, 1994). Филогенетический анализ гетероталличных видов (*P. sylvaticum*, *P. heterothallicum*, *P. splendens*), основанный на данных генетики и биохимии, показал, что гетероталлические виды не представляют единую монофилогеническую группу (Chen, 1992).

38. ***Pythium tenue*** Gobi, Бот. зап. СПб. ун-та, 15: 221—226. 1899; *P. entophytum* sensu Schenk, 1859 (non Pringsheim, 1858); *Nematosporangium tenue* (Gobi) Jacz., 1931.

Икон.: Гоби, там же, 1899, табл. 4—5 (iconotyp.); Matthews, Studies on the genus *Pythium*. 1931, pl. 2.

Гифы 1—3 мкм толщ., в живых клетках водоросли сильно ветвятся, в мертвых почти не ветвятся. Спорангии нитевидные, разветвленные или нет; прорастают зооспорами. Оогонии терминальные, сферические, 12 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, редко диклинные, на коротких вздутых антеридиальных ветвях, 1—2 у оогония; антеридиальная клетка булавовидная, соприкасается с оогонием верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, 8—9 мкм диам., с гладкой тонкой оболочкой (табл. XIX, 2).

В воде, в загрязненных водоемах. Известен как паразит водорослей *Vaucheria*, *Mesocarpus*, *Spirogyra*.

Европ. ч. (Лен., Мурманск.), Азиат. ч. (п-ов Таймыр). — Европа (Исландия, Украина, Финляндия), Азия (Япония), Сев. Америка (США), Антаркт.

Гриб хорошо растет и сохраняется при культивировании на пыльце сосны и змеиной шкуре (Knox, Paterson, 1973).

39. ***Pythium torulosum*** Coker et Patterson, J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 42: 247. 1927.

Икон.: Coker, Patterson, l.c., 1927, pl. 46 (iconotyp.); Matthews, Studies on the genus *Pythium*. 1931, pl. 6; Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 1981, 21, fig. 84; Yu, Ma, Mycosystema, 1989, 2, fig. 42.

Гифы 2.5—5 мкм толщ. Спорангии вздуто-мешковидные, разветвленные, собранные в комплексы; прорастают зооспорами; циста 7—8 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, реже латеральные на короткой оогониальной ветви, сферические, 11—20 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, формируются вблизи оогония на прямой короткой антеридиальной ветви, реже диклинные, 1(2—3) у оогония; антеридиальная клетка булавовидная, клювовидная, соприкасается с оогонием верхушечной частью. Ооспора плеротическая, 10—19 мкм диам., с гладкой оболочкой 1—2 мкм толщ. (табл. XX, 1).

В воде и почве. Известен на нематодах, мхах, высших растениях разных семейств.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Англия, Германия, Греция, Исландия, Нидерланды, Словакия, Украина, Чехия), Азия (Ливан, Япония), Сев. Америка (Канада, США), Юж. Америка (Аргентина), Африка (Алжир), Австралия.

При культивировании на картофельно-морковном агаре при 25 °С скорость роста 15 мм.

Близкий по морфологии вид *P. vanterpoolii* отличается тем, что комплекс спорангия состоит в основном из округлых, а не мешковидно вздутых элементов, как у *P. torulosum*. Кроме этого, антеридиальная ветвь у *P. torulosum* около 12 мкм дл. (в водной культуре до 16 мкм), в то время как у *P. vanterpoolii* более 25 мкм дл.

Предполагается, что ареал вида в немалой степени зависит от птиц, так как гриб выделяли из птичьего помета (Thornton, 1971).

40. **Pythium ultimum** Trow, Ann. Bot. 15: 300. 1901; *P. debaryanum* sensu d By., 1881 (non Hesse, 1874); *P. haplomitrii* Lilienfeld, 1911 (ut «*haplomitri*»).

Икон.: Trow, l.c., 1901, pls. 15—16 (iconotyp.); Yu, Ma, Mycosystema, 1989, 2, fig. 43.

Var. **ultimum**.

Икон.: Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 1981, 21, fig. 87.

Гифы до 10 мкм толщ. Спорангии терминальные, интеркалярные, бочонкообразные, округлые, 14—17 × 23—28 мкм; формируются и прорастают редко, эмиссионная трубка образуется при 5 °С. Встречаются округлые гивальные вздуты 20—30 мкм диам., интеркалярные, реже терминальные. Оогонии терминальные, реже интеркалярные, шаровидные, 15—25 мм диам., с гладкой оболочкой. Антеридий 1(3) у оогония, моноклинный, реже гипогинный или диклинный; антеридиальная клетка мешковидная, булабовидная, изогнутая, соприкасается, как правило, с нижней частью оогония своей клювовидной вершиной. Ооспора аплеротическая, 12—20 мкм диам., с гладкой оболочкой 1—2.8 мкм толщ. (табл. XX, 2).

На высших растениях многих семейств, в почве.

Известны многочисленные находки на территории России и всех континентов, кроме Антарктиды.

Гриб хорошо растет на многих питательных средах, на картофельно-глюкозном агаре дает розеточные колонии, на кукурузно-мучном — пышный мицелий. Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °С 30 мм.

При описании вида автор (Trow, 1901) считал гриб сапротрофом, так как все его попытки заразить здоровые всходы *Lepidium sativum*, из которых он был выделен, оказались безуспешными. В настоящее время *P. ultimum* как весьма агрессивный паразит известен более чем на 150 видах высших растений.

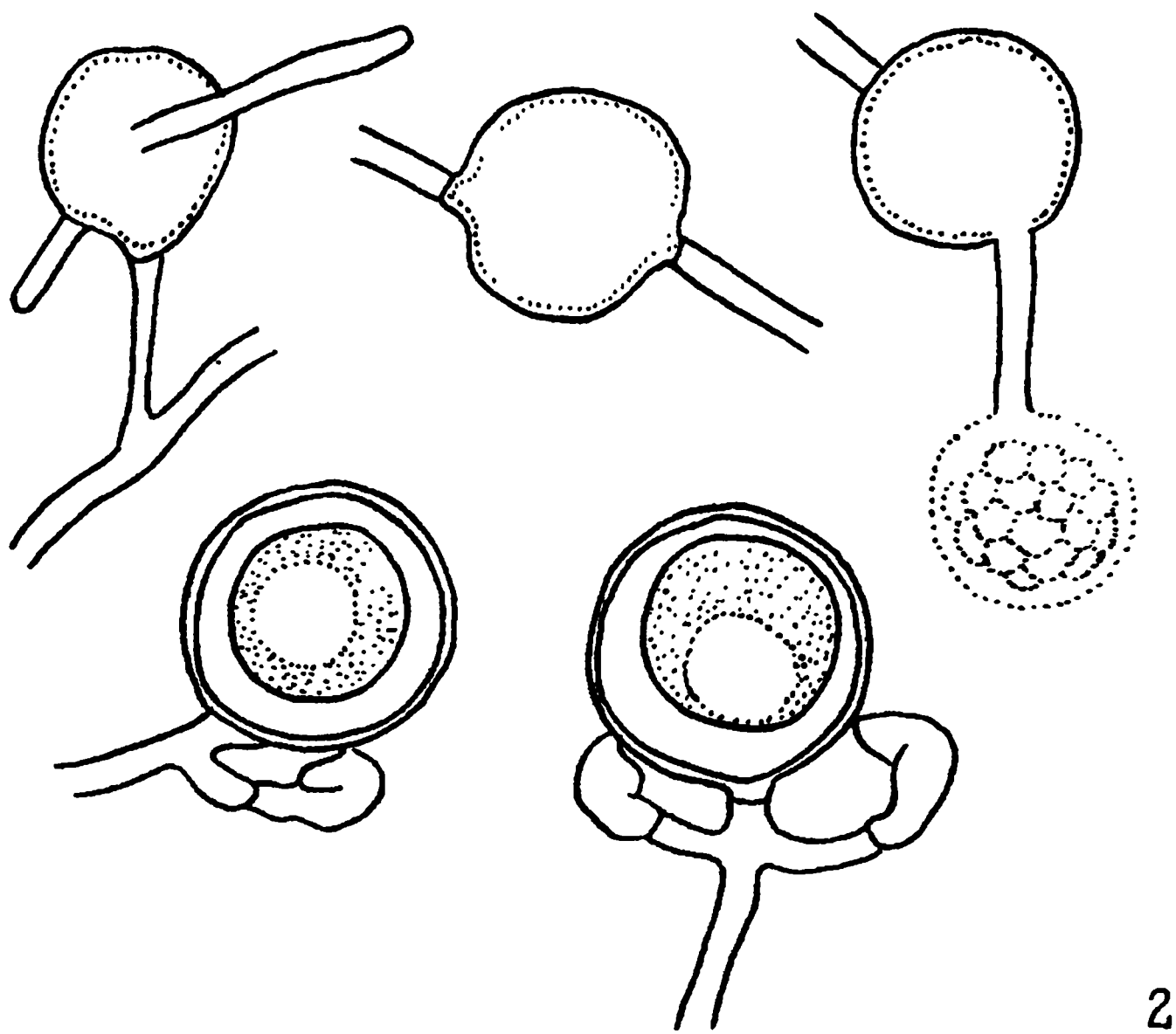
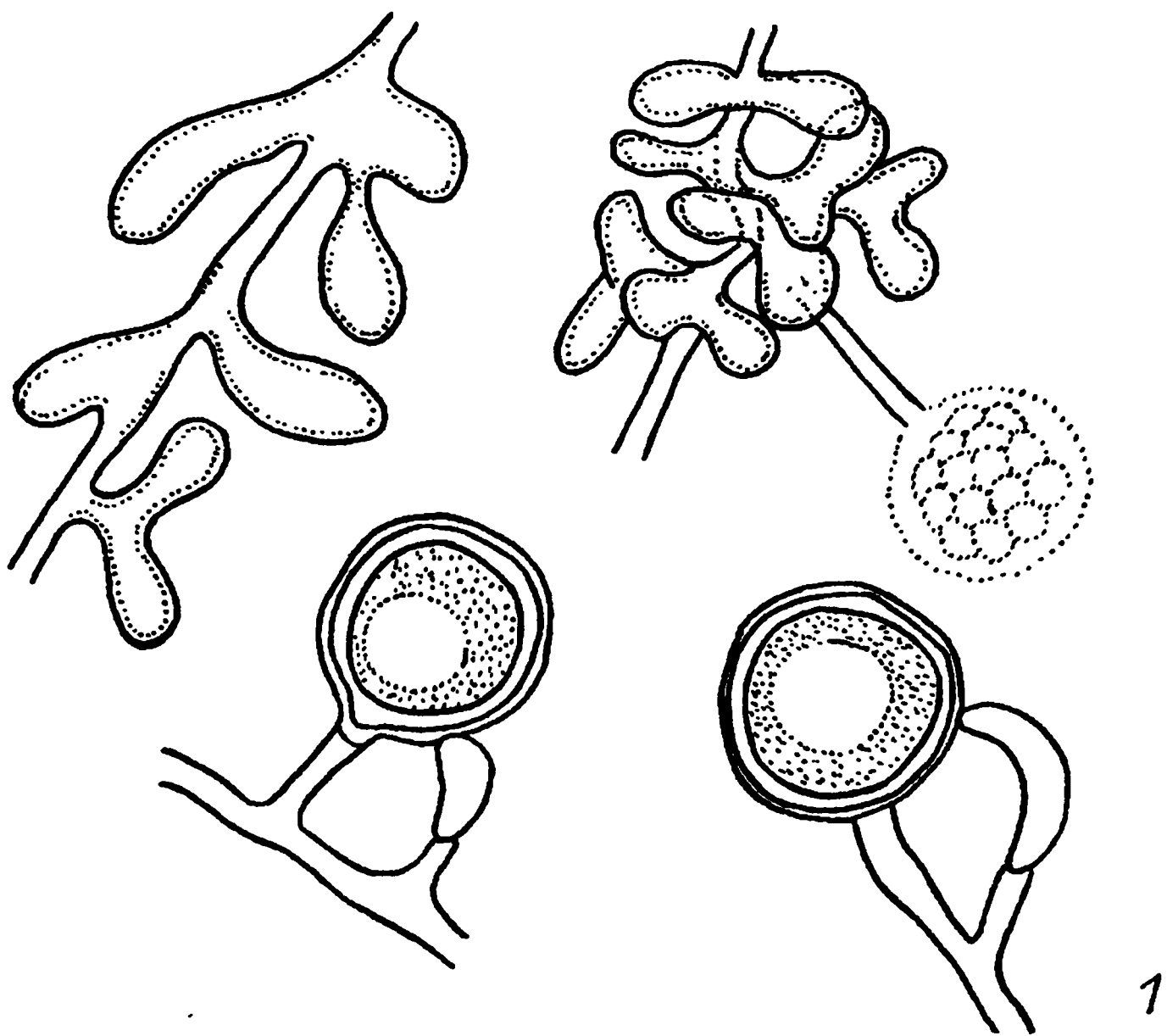


Таблица XX

1 — *P. torulosum* Coker et Patterson, 2 — *P. ultimum* Trow.

Var. **sporangiiferum** Drechs., Sydowia, 14: 107. 1960 (ut «*sporangiiferum*»).

Икон.: Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 1981, 21, fig. 87.

Спорангии и зооспоры образуются редко. Спорангии интеркалярные, терминальные, округлые, 23—32 мкм диам., с 1(2) эмиссионными трубками 5—40 мкм (иногда до 155 мкм) дл. и 3—11 мкм шир., часто более широкими у основания; зооспоры образуются при 20 °С. Оогонии, антеридии и ооспоры как у *P. ultimum* var. *ultimum*.

Эта разновидность отличается от типовой тем, что формирует зооспоры при комнатной температуре, тогда как var. *ultimum* нужны специальные условия: зооспоры продуцируются ооспорами трехмесячной культуры гриба, помещенной в воду (Drechsler, 1946). У *P. ultimum* var. *sporangiiferum* максимальная температура, при которой идет мицелиальный рост, 37—40 °С, а у *P. ultimum* var. *ultimum* 35 °С.

В Ленинградской обл. из полевой почвы под горохом и в теплице под огуречной рассадой были выделены зооспорообразующие изоляты *P. ultimum*, которые были описаны как *P. ultimum*, но, вероятно, являются именно var. *sporangiiferum*. Идентичные изоляты описаны из Англии и Греции (Kouyeas, 1964) и США (Ark, Middleton, 1949).

P. ultimum широко распространен в природе как сапротроф, а также как патоген, поражающий большой круг высших растений. Гриб является объектом многочисленных исследований. В ряде работ были опубликованы результаты по: физиологии (Bowman, Mumma, 1967; Dietrich, 1973; Kratka, Veselý, 1979; Laere, Joosen, 1991; Avila et al., 1995), генетике (Klassen, Buchko, 1990; Francis et al., 1994), ультраструктуре (Grove et al., 1970; Hemmes, Stasz, 1984), экологии (Griffin, 1963; Hancock, 1977).

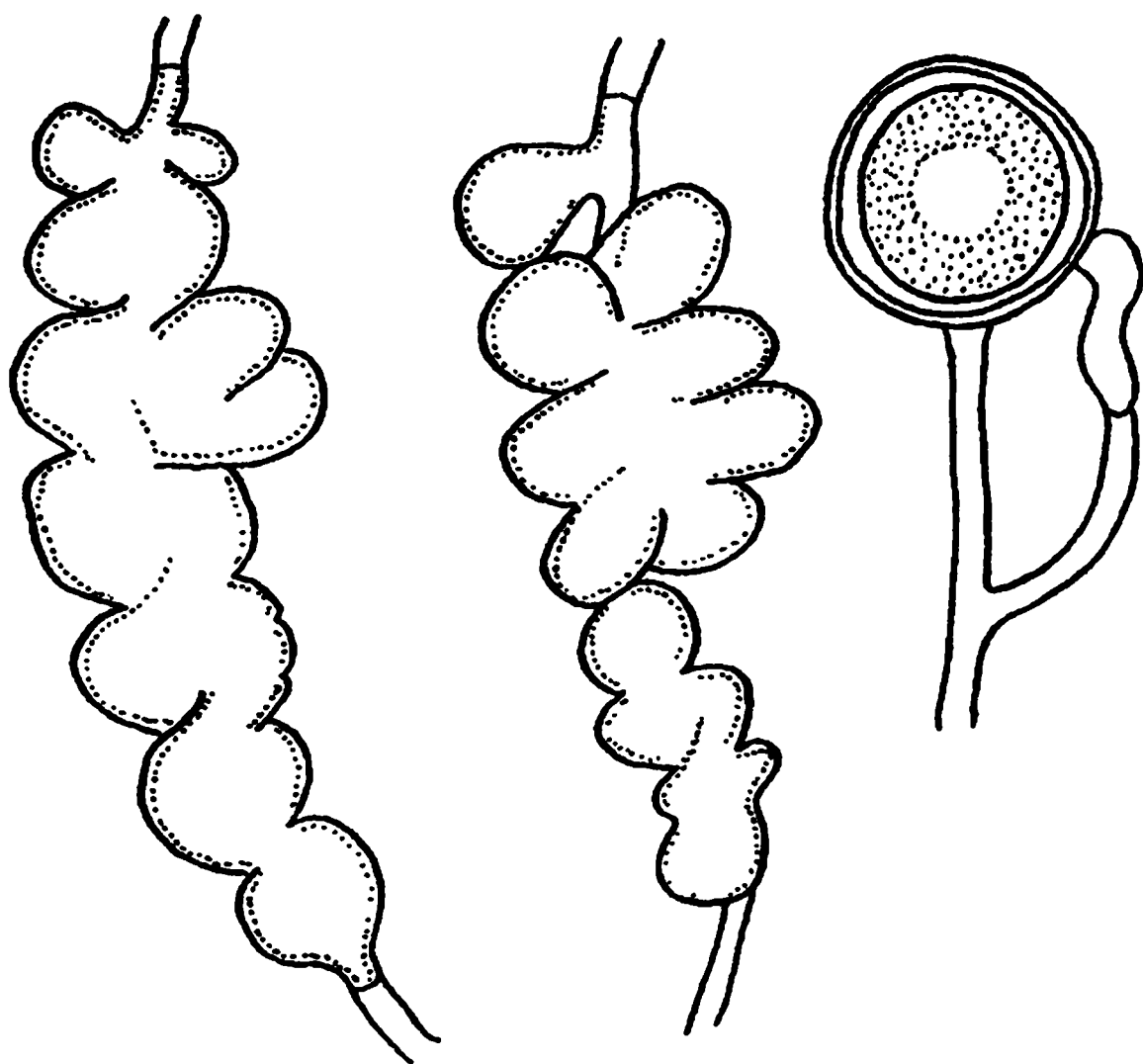
41. **Pythium vanterpoolii** V. Kouyeas et H. Kouyeas, Ann. Inst. phytopathol. Benaki, N.S. 5: 210. 1963.

Икон.: V. Kouyeas, H. Kouyeas, l.c., 1963, text fig. (iconotyp.); Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 1981, 21, fig. 90.

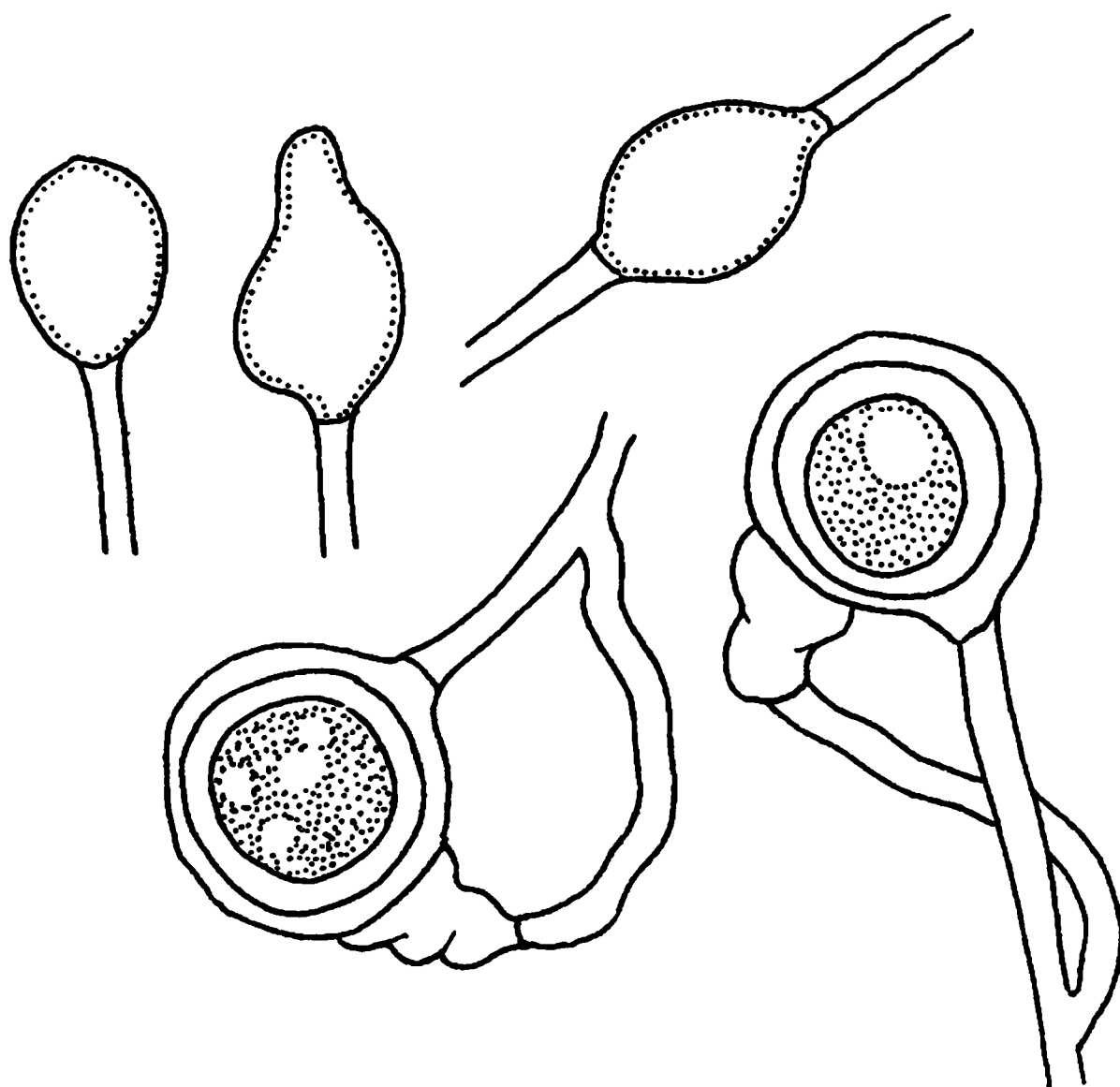
Гифы 3—4 мкм толщ. Спорангии терминальные, реже интеркалярные, вздутые, грушевидные, шаровидные, но никогда не разветвленные, расположены цепочкой, как правило, по обе стороны оси продолжения несущей гифы; прорастают с образованием зооспор; циста 7—8 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, сферические, 13—23 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридий моноклинный, реже диклинный, 1(2) у оогония; антеридиальная клетка сосискообразная, иногда с перетяжками. Ооспора плеротическая, 11—21 мкм диам., с гладкой оболочкой 2—3 мкм толщ. (табл. XXI, 1).

В почве, на корнях *Triticum aestivum*. Известен в воде и на видах *Agrostis*, *Alnus*, *Daucus*, *Fragaria*, *Gossypium*, *Picea*, *Pyrus*, *Secale*, *Sinapis*, *Zea* и некоторых других растениях.

Европ. ч. (Краснодар). — Европа (Англия, Болгария, Германия, Греция, Ирландия, Италия, Нидерланды, Норвегия), Азия (Турция, Узбекистан, Япония), Сев. Америка (Канада, США).



1



2

Таблица XXI

1 — *P. vanterpoolii* V. Kouyeas et H. Kouyeas, 2 — *P. vexans* d By.

Гриб хорошо растет на кукурузно-мучном и картофельно-глюкозном агарах, образуя на последнем радиальные колонии. Органы бесполого и полового размножения формируются на 3—6-е сутки. Скорость роста на кукурузно-мучном агаре при 25 °С 20 мм.

Вид морфологически близок к *P. torulosum*. Впервые изолят был выделен из корней *Triticum sativum* (Vanterpool, 1938) и определен автором как географический вариант *P. torulosum*. Позже было установлено (Kouyeas, Kouyeas, 1963), что это самостоятельный вид, который характеризуется более правильными вздутыми спорангиями, расположенными в цепочке асимметрично общей оси и в отличие от последнего вида всегда без разветвлений. Виды отличаются и длиной антеридиальной ветви.

42. *Pythium vexans* d By., J. Bot. Paris, 14: 105—106. 1896; *P. complectens* Braun, 1924; *P. allantocladon* Sideris, 1931; *P. ascophallon* Sideris, 1931; *P. euthyhyphon* Sideris, 1931; *P. polycladon* Sideris, 1931; *P. piperinum* Dastur, 1935; *P. vexans* d By. var. *minutum* G.S.Mer et R.D.Khulbe, 1983 (ut «*minuta*»).

Икон.: Middleton, Mem. Torrey Bot. Club, 1943, 21, 1, fig. 11; Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 1981, 21, fig. 91; Yu, Ma, Mycosystema, 1989, 2, fig. 44.

Гифы 2—5 мкм толщ. Спорангии терминальные, интеркалярные, латеральные, овальные, грушевидные, яйцевидные, 15—25 мкм диам.; прорастают ростковой трубкой, редко зооспорами. Оогонии терминальные, как правило, на короткой боковой ветви, реже интеркалярные или латеральные, шаровидные, 15—25 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, редко диклинные, 1(2) у оогония; антеридиальная клетка крупная, колоколообразная, часто с морщинистой поверхностью, широко соприкасается с оогонием боковой или верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, 12—20 мкм диам., с гладкой оболочкой 1.5—2.5 мкм толщ. (табл. XXI, 2).

В почве. Известен на большом количестве высших растений.

Европ. ч. (Лен., Моск.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа (Англия, Болгария, Германия, Исландия, Португалия, Нидерланды, Румыния, Словакия, Украина, Франция, Чехия), Азия (Ирак, Иран, Индия, Китай, Ливан, Япония), Сев. Америка (Канада, США), Юж. Америка (Аргентина, Бразилия), Африка, Австралия.

Гриб хорошо растет на картофельно-глюкозном агаре, формируя половую стадию, зооспорангии образуются редко. Скорость роста на картофельно-морковном агаре при 25 °С 18 мм.

Изучали экологию гриба (Cantrell, Dowler, 1971; Gardner, Hendrix, 1973). *P. vexans* известен как микопаразит в телеитоспорах *Ustilago bullata* (Berk) (Roberson et al., 1990).

В литературе имеются данные, указывающие на ряд видов, отмеченных на территории нашей страны, но являющихся недействительными или сомнительными.

Pythium anguillulae-aceti Sadebeck, Bot. Zbl. 29 : 318. 1887. В теле угрицы (*Anguillula aceti*) и свекловичной нематоды.

Pythium debaryanum Hesse, «Pythium de Baryanum, ein endophytischer Schmarotzer», Diss. Halle : 14—34. 1874.

Грибы под названием *P. debaryanum* наиболее часто отмечались на многих видах растений, в почве и воде во всех частях света и во многих районах России. При внимательном анализе (Plaats-Niterink, 1981) описания и рисунков, характеризующих вид, стало ясно, что автор вида имел дело не с чистой культурой, а с комплексом *P. intermedium* и какого-то другого гриба, идентифицировать который не удалось. Под названием *P. debaryanum* были опубликованы многие ошибочные определения *P. ultimum*, *P. irregulare*, *P. dissotocum* и особенно *P. sylvaticum*.

Pythium polysporum Sorokin, Тр. О-ва естеств. Казан. ун-та. 2: 23. 1872.

На мухах в воде.

Pythium subtile Wahrlich, Тр. Петерб. о-ва естеств. 19: 23. 1889.

В клетках водоросли *Vaucheria*.

Pythium vitis Serbinow в кн: П. А. и А. А. Ячевские, Опред. грибов. 1: 98. 1931.

В тканях саженца виноградной лозы.

ДИАГНОЗЫ ВИДОВ, НЕ НАЙДЕННЫХ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

Pythium acanthophoron Sideris, Mycologia, 24: 36. 1932.

Гифы неравномерные по толщине, колеблются от 4 до 8 мкм, с короткими боковыми ответвлениями. Спорангии не известны. Оогонии терминальные, шаровидные, 20—30 мкм диам., с шиповатой оболочкой, шипы до 2.5 мкм дл. Антеридии моноклинные, диклинные, 1—2 у оогония; антеридиальная клетка мешковидная, червеобразная или алантоидная, 10—20 × 4—8 мкм, широко соприкасается с оогонием боковой частью. Ооспора аплеротическая, 15—20 мкм диам., с оболочкой 1.5 мкм толщ.

На пораженных листьях *Ananas sativus*, в почве.

Европа (Англия, Украина), Азия (Индия, Филиппины), Гавайские о-ва.

Pythium acrogynum Yu, Acta microbiol. sin., 13: 116. 1973.

Гифы 1.5—7.7 мкм толщ., неравномерно разветвленные. Спорангии сферические, 17—31 мкм диам., эллипсоидальные, 24—40 × 14—23 мкм, терминальные, интеркалярные, иногда по 2 в цепочке, прорастают ростковой трубкой или зооспорами. Оогонии терминальные, реже интеркалярные, 13—25 мкм диам., оболочка с несколькими выростами; выросты 2.8—17.4 мкм дл., 2.6—4.6 мкм шир. в основании. Антеридии разнообразные по форме, часто гипогинные. Ооспора плеротическая, с гладкой оболочкой 0.9—2.6 мкм толщ.

В почве.

Китай.

Плаатс-Нитеринк (Plaats-Niterink, 1981) считает этот вид идентичным *P. hypogynum*, но автор вида настаивает на его самостоятельности (Yu, Ma, 1989).

***Pythium adhaerens* Sparrow, Ann. Bot. 45: 272. 1931.**

Гифы около 7 мкм толщ. Встречаются булабовидные аппрессории. Спорангии нитевидные, неотличимые от вегетативной гифы, прорастающие зооспорами; циста 5—9 мкм диам. Оогонии терминальные или интеркалярные, шаровидные, 11—25 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии длинные, 1—4 у оогония, часто несколько антеридиальных клеток на одной антеридиальной ветви; антеридиальная клетка булабовидная или клювовидно изогнутая. Ооспора аплеротическая, 7—22 мкм диам., с гладкой оболочкой 2—2.5 мкм толщ.

В клетках *Rhizoclonium hieroglyphicum*. Известен как патоген некоторых водорослей, а также семян сахарной свеклы, кукурузы, гороха, сахарного тростника, плодов томатов, огурцов, тыквы. Выделен из почвы.

Азия (Китай), Сев. Америка (США), Центр. Америка (Пуэрто-Рико).

***Pythium amasculinum* Yu, Acta Microbiol. sin., 13: 117. 1973.**

Гифы 1.4—6 мкм толщ. Имеются подобные спорангиям интеркалярные, терминальные образования, если сферические, то 8.5—20 мкм диам., а яйцевидные и лимоновидные размером 13—19 × 10—16 мкм; иногда образуются гифальные вздутия, расположенные в цепочке. Оогонии терминальные, реже интеркалярные, сферические, 15—29 мкм диам., с шиповатой оболочкой; шипы равномерно расположены, конические, 1.7—7.7 мкм дл., 1.7—4.3 мкм шир. в основании. Антеридии отсутствуют. Ооспора плеротическая или близка к ней, 13—24 мкм диам., с гладкой оболочкой 1.3—1.7 мкм толщ.

В почве.

Китай.

Плаатс-Нитеринк (Plaats-Niterink, 1981) считает этот вид синонимом *P. oligandrum*. Автор вида настаивает на его самостоятельности (Yu, Ma, 1989).

***Pythium apleroticum* Tokunaga, Trans. Sapporo nat. Hist. Soc. 14: 12. 1935.**

Гифы около 3 мкм толщ. Спорангии нитевидные, неотличимые от вегетативной гифы, терминальные, иногда интеркалярные, прорастают зооспорами. Оогонии терминальные, интеркалярные, шаровидные, 10—20 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, 1—2 у оогония. Ооспора аплеротическая, 7—17 мкм диам., с гладкой оболочкой 0.6—0.8 мкм толщ.

В клетках *Spirogyra* sp., *Sphaeroplea annulinae* и на корнях земляники.

Япония.

Группа близких по морфологии видов: *P. adhaerens*, *P. aquatile*, *P. diclinum*, *P. dissotocum*, *P. marinum*, *P. monospermum*, *P. perniciosum*.

Pythium aristosporum Vanterpool, Ann. appl. Biol. 25: 535—537. 1938.

Гифы около 6.5 мкм толщ. Встречаются серповидные, часто в цепочке аппрессории и шаровидные гифальные вздутия. Спорангии вздуто-нитевидные, неровной толщины, разветвленные; прорастают зооспорами. Оогонии терминальные, реже интеркалярные, шаровидные, 7—35(—45) мкм диам. Антеридии моноклинные, диклинные, булавовидные, крючкообразно изогнутые, по 3—8 у оогония; антеридиальные клетки возникают по несколько на одной антеридиальной ветви, соприкасаются с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, с гладкой оболочкой 2—3 мкм толщ.

На корнях *Triticum aestivum* и некоторых злаках. Известен на *Chrysanthemum* sp.

Сев.Америка (Канада, США).

Pythium betae Takahashi, Ann. phytopath. Soc. Japan, 38: 309. 1972.

Гифы около 1 мкм толщ. Спорангии шаровидные, эллипсоидальные, интеркалярные, реже терминальные, прорастают ростковой трубкой, реже — зооспорами. Имеются гифальные вздутия 11—20 мкм диам. Оогонии шаровидные, терминальные или интеркалярные, 14—21 мкм диам., с 2—3(6) выростами, редко гладкие; выросты цилиндрические с тупой вершиной. Антеридии диклинные, редко моноклинные, 1—2 у оогония; антеридиальная клетка широко соприкасается с оогонием, как правило боковой частью. Ооспора плеротическая, редко аплеротическая, тонкостенная.

На *Beta vulgaris*.

Япония.

Предположительно *P. betae* может быть синонимом *P. irregulare*, от которого отличается плеротической ооспорой, или *P. spinosum*, который характеризуется многочисленными выростами на оогонии и преимущественно моноклинными антеридиями, потому что при выращивании на питательных средах отличительные признаки этого вида изменялись.

Pythium boreale R.L. Duan, Acta Mycol. sin. 4, 1: 1. 1985. (ut «*borealis*»).

Гифы 2.3—6.0 мкм толщ. Спорангии сферические, иногда неправильной формы, терминальные, редко интеркалярные, 31—37 × 11—23 мкм, прорастают 1—2 ростковыми трубками. Оогонии сферические, обычно латерально-интеркалярные, реже терминальные или интеркалярные, 16—31 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, «сидячие», редко диклинные, булабовидные, клювовидно изогнутые, по 1 у оогония; антеридиальная ветвь, как правило, отсутствует. Ооспора плеротическая, с гладкой оболочкой 2.2—5.2 мкм толщ., бесцветная или бледно-серовато-желтая. Прорастает ростковой трубкой.

В почве.

Китай.

Близкие по морфологии виды: *P. connatum*, *P. rostratum*, *P. ultimum*.

Pythium buismaniae Plaats-Niterink, Studies in Mycology, 21: 44—46. 1981; *P. megalacanthum* sensu Buisman, 1927 (non de Bary, 1881).

Гифы 3—7 мкм толщ., встречаются серповидные аппрессории. Спорангии не известны. Оогонии терминальные, на коротких боковых ветвях, сферические, (25—)50—70 мкм диам., с шиповатой оболочкой. Шипы конические, 1.5—12 мкм дл., 2—8 мкм шир. в основании, иногда со вздутиями. Антеридии чаще диклинные, по 1—3 у оогония, часто все антеридиальные клетки возникают на одной антеридиальной ветви, соприкасаются с оогонием, прилегая всей боковой частью. Ооспора аплеротическая, с гладкой оболочкой 2—4(—7) мкм толщ.

На корнях *Linum usitatissimum*.

Европа (Бельгия, Нидерланды, Франция).

Близкий по морфологии вид *P. megalacanthum*.

Pythium capillosum B. Paul, Trans. Brit. Mycol. Soc. 89, 2: 195. 1987.

Гифы 1—5 мкм толщ. Спорангии нитевидные, прорастают зооспорами. Оогонии интеркалярные, сферические, оболочка с мелкими выростами. Антеридии многочисленные.

В почве.

Алжир.

Годом позже этим же автором была описана разновидность *P. capillosum* var. *helicoides* B. Paul. Изолят выделен также из почвы в Алжире.

Pythium carolinianum Matthews, Studies on the genus Pythium: 71. 1931.

Гифы 1—4 мкм толщ. Спорангии терминальные, редко интеркалярные, шаровидные, лимоновидные, грушевидные, 20—30 мкм в поперечнике, с вершущечным бугорком, способные к пролиферации: вторичный спорангий формируется, как правило, внутри первичного; прорастание ростковой трубкой или зооспорами, эмиссионная трубка короткая, 1—4.5 мкм дл.; циста 10—14 мкм диам. Органы полового размножения не известны.

На растительных остатках в воде, в почве, на *Macadamia integrifolia* и на *Spirogyra* sp.

Европа (Украина), Азия (Индия, Китай), Сев. Америка (США).

Плаатс-Нитеринк (Plaats-Niterink, 1981) относит *P. carolinianum* к группе сомнительных видов.

Pythium chamaephyton Sideris, Mycologia. 24: 33. 1932 (ut «*chamaihiphon*»).

Гифы 5 мкм толщ., встречаются серповидные аппрессории. Спорангии сферические, 18—28 мкм диам.; циста 10 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, 23—29 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии по 1 у оогония; антеридиальная клетка крупная, неправиль-

ной формы, прилегает к оогонию всей боковой частью вблизи оогонимальной ветви. Ооспора аплеротическая, 20—27 мкм диам., с гладкой оболочкой 2 мкм толщ.

На *Carica papaya*.

Гавайские о-ва.

Близкие по морфологии виды *P. vexans* и *P. paroecandrum*.

***Pythium chondricola* De Cock, Mycotaxon. 25, 1: 102. 1986.**

Гифы 2.5—6.0 мкм толщ. Имеются гифальные вздутия, сферические, 10—29 мкм диам. Спорангии нитевидные, не разветвленные, с очень длинной эмиссионной трубкой; циста 10—15 мкм диам. Оогонии сферические, интеркалярные, реже терминальные, 14—34 мкм диам., с гладкой или бугристой оболочкой. Антеридии диклинные, 1—4 у оогония; антеридиальная ветвь иногда разветвленная; антеридиальная клетка мешковидная, булавовидная, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора плеротическая, иногда аплеротическая, с оболочкой до 1.5 мкм толщ.

На морских водорослях *Chondrus crispus*, *Ulva lactuca*, на морской траве *Zostera marina*.

Нидерланды.

Гриб растет в культуре на кукурузно-мучном агаре.

***Pythium coloratum* Vaartaja, Mycologia. 57: 411. 1965.**

Колонии на кукурузно-мучном агаре, желтоватые или фиолетовые. Гифы 10 мкм толщ. Спорангии терминальные или интеркалярные, нитевидные, неравномерно вздутые, разветвленные, прорастающие зооспорами; циста 10—12 мкм диам. Оогонии терминальные, реже интеркалярные, сферические, грушевидные, иногда с бугорком, 18—30 мкм диам. Антеридии диклинные или моноклинные, 1—5 у оогония; антеридиальная клетка булавовидная, крючкообразно изогнутая, часто несколько на одной антеридиальной ветви, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, желтоватая, с гладкой оболочкой 2—4 мкм толщ. и голубовато-сиреневого цвета.

В почве, из семян сосны.

Сев. Америка (Канада), Австралия.

Близкие по морфологии виды: *P. adhaerens*, *P. angustatum*, *P. apleroticum*, *P. aquatile*, *P. diclinum*, *P. tenue*.

***Pythium connatum* Yu, Acta microbiol. sin. 13: 118. 1973.**

Гифы до 6.7 мкм толщ. Имеются подобные спорангиям образования, сферические, лимоновидные, 13—26 мкм диам., прорастающие ростковой трубкой. Оогонии интеркалярные, редко терминальные, сферические, 13—15 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии разнообразные по форме, 1(2) у оогония, чаще моноклинные, на короткой антеридиальной ветви, иногда сидячие или гипогинные; антеридиальная клетка соприкасается с оогонием у его основания своей верхушечной частью. Ооспора плеротическая, 13—23 мкм диам., с гладкой оболочкой 1.7 мкм толщ.

В почве.

Китай.

Плаатс-Нитеринк (Plaats-Niterink, 1981) считает вид близким к *P. hemmianum* и *P. pleroticum* и сомневается в его самостоятельности.

Pythium cryptogynum B. Paul, Candollea, 45, 2: 578. 1990.

Гифы 5—7 мкм толщ. Спорангии терминальные, нитевидные, иногда слегка расширяющиеся на верхушке. Зооспоры образуются в воде при 10—25 °С; циста 8 мкм диам. Оогонии шаровидные, яйцевидные, 13.5—42 мкм диам., интеркалярные, часто в цепочке. Антеридии диклинные или моноклинные, терминальные, редко интеркалярные, 1—8 у оогония: антеридиальная ветвь закручена вокруг оогония; антеридиальная клетка сосисковидная, соприкасается с оогонием своей верхушкой. Ооспора чаще 1 (может быть до 4), плеротическая до аплеротической, округлая, яйцевидная, 12—39 мкм диам., с толстой оболочкой 2—6 мкм толщ.

В воде.

Алжир.

Органы полового спороношения образуются на среде с добавлением β-ситостерола.

Близкий по морфологии вид *P. capillosum* var. *helicoides*.

Pythium cylindrosporum B. Paul, Int. J. Mycol. Lichenol. 4, 3: 337. 1992.

Гифы до 10 мкм толщ. Спорангии терминальные, интеркалярные, шаровидные, грушевидные, 15—25 мкм диам. Оогонии интеркалярные, цилиндрические, до 200 мкм дл., часто в цепочке, редко сферические, 10—25 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, реже диклинные. Ооспора плеротическая в мелких оогониях и аплеротическая — в крупных. Оболочка ооспоры гладкая, 1—2 мкм толщ.

В почве.

Германия.

Близкий по морфологии вид с цилиндрическими оогониями *P. pachycaule*, но их длина значительно меньше. Кроме этого, у названного вида нитевидные спорангии.

Pythium deliense Meurs, Phytopath. Z.: 179. 1934; *P. indicum* Balakrishnan, 1948.

Гифы 8 мкм толщ. Спорангии терминальные, реже интеркалярные, разветвленно-нитевидные, с шаровидными вздутиями, прорастающие зооспорами; циста 8—12 мкм диам. Оогонии терминальные, шаровидные, 20—25 мкм диам., с гладкой оболочкой; оогониальная ветвь склоняется к антеридию. Антеридий моноклинный, реже диклинный, интеркалярный, терминальный, 1(2) у оогония; антеридиальная клетка мешковидная, соприкасается с оогонием, широко прилегая к нему своей верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, 16—19 мкм диам., с гладкой оболочкой до 2 мкм толщ.

На корнях *Nicotiana tabacum*, *Persea americana* и некоторых других высших растений.

Азия (Индия, Индонезия), Центр. Америка (Никарагуа). Приурочен к регионам с теплым климатом.

Близкие по морфологии виды *P. aphanidermatum*, *P. indigoferae*.

Pythium destruens W. A. Shipton, J. Med. and Vet. Mycology, 25, 3: 149. 1987.

Диагноз остался недоступен.

Гриб выделен из поранений на крупе лошади.

Австралия.

Pythium diacarpum Butler, Mem. Dept. Agr. Ind., Bot. ser. 1, 5: 80. 1907.

Гифы тонкие, 1.5 мкм толщ. Спорангии терминальные, сферические, 30 мкм диам., способные к пролиферации; эмиссионная трубка длиннее спорангия, часто волнистая, иногда спирально закрученная, 2—3 мкм диам.; прорастание зооспорами.

На растительных остатках.

Европа (Германия, Украина), Азия (Индия).

Гриб известен только по нескольким находкам. Отсутствие половой стадии делает его похожим на многие виды со сферическими спорангиями, способными к пролиферации. Плаатс-Нитеринк (Plaats-Niterink, 1981) относит *P. diacarpum* к группе сомнительных видов.

Pythium diclinum Tokunaga, Trans. Sapporo nat. Hist. Soc. 14: 12. 1935; *P. gracile* sensu Middleton, 1943 (non sensu de Bary, 1860).

Гифы 3—5.5 мкм толщ. Аппрессории булабовидные. Спорангии терминальные или интеркалярные, нитевидные, разветвленные или нет, прорастающие зооспорами; цисты 6—9 мкм диам. Оогонии интеркалярные, реже терминальные, иногда по 2—3 в цепочке, сферические, яйцевидные, 18—23 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, 1—2 у оогония; антеридиальная ветвь не разветвленная; антеридиальная клетка мешковидная, клювовидная, изогнутая, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, оболочка гладкая, до 3 мкм толщ.

В почве, на *Beta vulgaris*, *Oryza sativa*.

Европа (Нидерланды), Азия (Япония).

Близкий по морфологии вид *P. appleroticum*.

Pythium dimorphum Hendrix et Campbell, Mycologia, 63: 979. 1971.

Гифы до 10 мкм толщ. Аппрессории неправильно шаровидные. Встречаются терминальные, интеркалярные, шаровидные хламидоспоры 25—65 мкм диам., с гладкой оболочкой до 2 мкм толщ. Спорангии яйцевидные, эллипсоидальные, булабовидные, 60 × 30 мкм, способные к пролиферации; циста 10—24 мкм диам. Оогонии терминальные или интеркалярные, с шиповатой оболочкой; шипы расположены неравно-

мерно, туповершинные, до 3 мкм дл. Антеридии отсутствуют или моноклинные. Ооспора аплеротическая до плеротической, 23—37 мкм диам., с гладкой оболочкой.

На корнях *Pinus taeda*, *Rhododendron*.
США.

Pythium dissimile Vaartaja, Mycologia, 57: 421. 1965.

Гифы 4—7 мкм толщ. Аппрессории серповидные, часто в цепочке. Спорангии интеркалярные, терминальные, шаровидные, мешковидно вздутые, разветвленные, в комплексах; циста 7—10 мм диам. Оогонии интеркалярные, терминальные, шаровидные, 12—16 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии часто отсутствуют, редко гипогинные. Ооспора плеротическая, с гладкой оболочкой 1—1.5 мкм толщ.

В почве и на корнях *Pinus radiata*.

Европа (Германия, Нидерланды), Азия (Япония), Австралия.

Близкие по морфологии виды *P. torulosum*, *P. vanterpoolii*.

Pythium erinaceus G. Robertson, N. Z. J. Bot. 17: 283. 1977 (ut «*erinaceum*»).

Гифы 8 мкм толщ. Спорангии терминальные, интеркалярные, шаровидные, 12—24 мкм диам., эллипсоидальные, 12—32 × 7—24 мкм. Оогонии терминальные, интеркалярные, шаровидные, 17—29 мкм диам., с шиповатой оболочкой; шипы прямые или согнутые, тонкие, заостренные, 2—10 мкм дл. Антеридии диклинные, одиночные; антеридиальная клетка мешковидная, булавовидная, 7—12 × 5—10 мкм, широко соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора плеротическая или близка к таковой, с гладкой оболочкой 0.5—1.5 мкм толщ.

В почве под пшеницей.

Новая Зеландия.

Близкие по морфологии виды *P. hydnosporum* и *P. spinosum*.

Pythium flevoense Plaats-Niterink, Acta bot. neerl. 21: 63. 1972.

Гифы 6 мкм толщ. Аппрессории серповидные. Спорангии нитевидные, неотличимые от вегетативной гифы, прорастающие зооспорами. Вид гетероталличный. Органы полового размножения формируются при культивировании совместимых изолятов. Оогонии терминальные или на короткой боковой ветви, шаровидные, 17—20(—30) мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, 1—8 у оогония; антеридиальная ветвь часто раздваивается вблизи оогония или обвивается вокруг него. Ооспора аплеротическая или близка к плеротической, с гладкой оболочкой 2—4 мкм толщ.

В почве, на *Daphnia* sp.

Нидерланды.

Близкие по морфологии виды *P. adhaerens*, *P. diclinum*.

Pythium folliculosum B. Paul, Mycol. Helvetica, 4, 2: 204. 1991.

Диагноз остался недоступен.

В почве.
Швейцария.

Pythium fluminum Park, Trans. Brit. Mycol. Soc., 69: 225. 1977.

Var. **fluminum**.

На целлюлозном агаре колонии со слабым воздушным мицелием розового цвета (от персиковой до мясной окраски). Гифы до 10 мкм толщ., густо разветвленные, часто образуют пальцевидные или коралловидные ветвления. Спорангии нитевидные, 6—10 мкм шир., более ровные, чем вегетативные гифы; циста 8—12 мкм диам. Оогонии интеркалярные, реже терминальные, 25—60 × 15—25 мкм, с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, 1—2 у оогония. Ооспора аплеротическая, с гладкой оболочкой 2—4 мкм толщ.

Один из двух целлюлолитических видов рода *Pythium* (второй — *P. uladhum*), растет на среде, содержащей целлюлозу, не усваивает крахмал и мальтозу. Температурные условия культивирования: min 5 °C, opt 20 °C, max 27 °C. Скорость роста при оптимальной температуре 1.5—2.0 мм.

Var. **flavum** Park.

От основной эта разновидность отличается ярко-желтой окраской колоний при выращивании на среде с целлюлозой и более медленной скоростью роста (0.5—1.0 мм).

Обе разновидности *P. fluminum* известны только по находкам в воде одной реки в Ирландии.

Pythium grandisporangium Fell et Master, Can. J. Bot. 53: 2920. 1975.

Гифы 6 мкм толщ. Спорангии терминальные, часто располагаются почти перпендикулярно поддерживающей гифе, неравномерно мешковидно вздутые, обратногрушевидные, с вершинным выростом; циста 7—8 мкм диам. Оогонии терминальные, шаровидные, 35—45 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, редко диклинные, от 1 до нескольких у оогония; антеридиальная клетка соприкасается с оогонием, широко прилегая к нему всей своей боковой частью. Ооспора плеротическая, с гладкой оболочкой 2—5 мкм толщ.

На листьях мангровых: *Distichilis spicata*, *Rhizophora mangle*, *Cladium jamaicense*, погруженных в озеро, соленость воды которого 3 ‰. Сев. Америка (Канада, США).

Скорость мицелиального роста на кукурузно-мучном агаре при 25 °C и солености 1.5 ‰ 10.5 мм, а на несоленой среде 5.2 мм.

Pythium hemmianum Takahashi, Ann. phytopathol. Soc. Jap., 18: 117. 1954.

Гифы до 10 мкм толщ. Гифальные вздутия терминальные, интеркалярные, шаровидные, бочонкообразные, 15—36 мкм диам., с гладкой оболочкой. Оогонии образуются редко, терминальные, 28.5—36 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, реже моноклинные,

1—3 у оогония, соприкасаются с оогонием расширяющейся верхушечной или всей боковой частью. Ооспора плеротическая, 25—32 мкм диам., с гладкой оболочкой.

На корнях сеянцев *Cucumis sativus*, *Lycopersicon esculentum*, *Luffa cylindrica*, в почве.

Азия (Китай, Япония).

Близкие по морфологии виды *P. pleroticum*, *P. salpingophorum*, *P. sylvaticum*.

Pythium heterothallicum Campbell et Hendrix, Mycologia, 60: 803. 1968.

Гифы около 7 мкм толщ. Спорангии и зооспоры не известны. Гифальные вздутия многочисленные, терминальные, интеркалярные, шаровидные, лимоновидные, 21—25 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, шаровидные, 20—32 мкм диам.; возникают, как правило, только при выращивании вместе двух изолятов. Антеридии диклинные, до 8 у оогония, антеридиальная ветвь часто раздваивается вблизи оогония, антеридиальная клетка расширенная. Ооспора аплеротическая, 18—28 мкм диам., с гладкой оболочкой 1.5—2 мкм толщ.

В почве.

Европа (Германия, Испания, Италия, Нидерланды, Словакия, Чехия), Сев. Америка (Канада, США), Центр. Америка (Коста-Рика), Африка.

Гетероталлический вид.

Pythium hypoandrum Yu et Y. L. Wang in Yu, Ma et Wang, Acta Bot. Yunn. 9(2): 135. 1987.

Гифы 2—7 мкм толщ. Спорангии терминальные, реже интеркалярные, сферические, субсферические, 13—29 мкм диам.; цисты 8.8—11.7 мкм диам. Оогонии терминальные, редко интеркалярные, сферические, 16—28 мкм диам. Антеридии моноклинные, диклинные, эллипсоидальные, веретеновидные, 1(4) у оогония. Ооспора аплеротическая, одиночная (иногда 2 в оогонии), с гладкой оболочкой 1.6—3.6 мкм толщ.

В почве.

Европа (Украина), Азия (Китай).

Близкие по морфологии виды *P. chamaechiphon*, *P. paroecandrum*.

Pythium hypogynum Middleton, Mem. Torrey Bot. Club, 20: 69. 1943; ? *P. acrogynum* Yu, 1973.

Гифы около 8.3 мкм толщ. Спорангии терминальные, редко интеркалярные, шаровидные, не пролиферирующие, 6.5—34.5 мкм диам. Оогонии терминальные, шаровидные, 10—35 мкм диам., с гладкой оболочкой, отделяются перегородкой от поддерживающей гифы на расстоянии 5—30 мкм под оогонием. Антеридии гипогинные. Ооспора плеротическая.

На *Avena*, *Fragaria*, *Hordeum*, *Triticum*.

Европа (Украина), Сев.Америка (США).

Близкие по морфологии виды *P. pulchrum*, *P. rostratum*, *P. ultimum*.

Pythium indigoferae Butler, Mem. Dep. Agr. Ind., Bot. Ser. 1(5): 73. 1907; *Nematosporangium indigoferae* (Butler) Sideris, 1931.

Гифы неровные в диаметре, около 8 мкм толщ. с боковыми шаровидными или цилиндрическими до 12 мкм шир. выпячиваниями. Спорангии терминальные, интеркалярные, нитевидно-вздутые, разветвленные, в среднем 113.5×11.6 мкм; циста 12—17 мкм диам. Оогонии терминальные, на согнутой к антеридию оогониальной ветви или на боковых гифальных выпячиваниях, сферические, 16—23 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, редко диклинные, по 1 у оогония, терминальные, на прямой антеридиальной ветви. Ооспора аплеротическая, 18 мкм диам., с гладкой оболочкой 1.5—2.5 мкм толщ. У Плаатс-Нитеринк (Plaats-Niterink, 1981) указана плеротическая ооспора.

На *Indigofera arrecta*, *Ananas comosus*, *Brassica* sp., *Cucumis sativus*, *Luffa acutangula*, в почве.

Азия (Китай, Индия).

Близкие по морфологии виды: *P. aphanidermatum*, *P. deliense*, *P. torulosum*.

Pythium inflatum Matthews, Studies on the genus *Pythium*. p. 45. 1931.

Гифы 1—4 мкм толщ. Спорангии нитевидные, слегка вздутые, разветвленные, торулоидные; прорастают вегетативной гифой или с образованием зооспор. Оогонии образуются редко, терминальные, интеркалярные, сферические, 18—26 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, 1—2 у оогония, соприкасаются с оогонием верхушечной частью антеридиальной клетки. Ооспора плеротическая, с гладкой оболочкой до 3 мкм толщ.

В воде, почве, на водорослях *Vaucheria*, на *Oryza sativa*, *Pinus* sp., *Saccharum officinarum*.

Европа (Германия, Исландия, Украина), Азия (Китай, Япония), Сев. Америка (Канада, США), Австралия.

Близкие по морфологии виды: *P. arrhenomanes*, *P. graminicola*, *P. torulosum*, *P. vanterpoolii*.

Pythium insidiosum De Cock, L. Mendoza, A. A. Padhye, Ajello, L. Kaufman, J. Clin. Microbiol., 25, 2: 345. 1987.

Диагноз остался недоступен.

Гриб выделен из поранений на крупе лошади.

Коста-Рика.

Pythium iwayamai S. Ito, Trans. Sapporo nat. Hist. Soc. 14: 13. 1935.

Гифы до 6 мкм толщ. Встречаются булабовидные, сарделькообразные аппрессории и сферические, интеркалярные гифальные вздутия с утолщенной, как правило, оболочкой. Спорангии терминальные, шаровидные, эллипсоидальные, яйцевидные, лимоновидные, $28—48 \times 44$ мкм; циста 9—15 мкм диам. Оогонии терминальные или интеркалярные, шаровидные, 23—29 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии

моноклинные, диклинные, 1(3) у оогония; антеридиальная ветвь иногда разветвленная; антеридиальная клетка соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора плеротическая или аплеротическая, 19—24 мкм диам.

В почве, на всходах зерновых и хвойных.

Азия (Япония), Сев. Америка (США).

Близкие по морфологии виды *P. pulchrum*, *P. rostratum*.

Pythium jirovecii Cejr. *Česka Parasitol.*, 2: 15. 1955.

Гифы неровные, до 15 мкм толщ. Спорангии шаровидные, эллипсоидальные, 40—50 мкм диам. Зооспоры 4—6×3—4 мкм. Оогонии округлые, 20 мкм диам., с оболочкой, утолщенной в нескольких местах и от этого как бы угловатой. Антеридий гипогинный (на рисунке изображен ди- или моноклинный). Ооспора аплеротическая, тонкостенная.

На *Daphnia pulex*.

Бывшая Чехословакия.

Pythium kunmingense Yu, *Acta microbiol. sin.* 13: 119. 1973.

Гифы 1.7—8.6 мкм толщ. Имеются подобные спорангиям образования, терминальные, интеркалярные, сферические, яйцевидные, лимоновидные, 13—23 мкм диам., оболочка чаще гладкая, иногда с 1—2 коническими выступами. Оогонии терминальные, интеркалярные, сферические, лимоновидные, 15—26 мкм диам., оболочка с выростами; выросты редкие, конические с тупой верхушкой, пальцевидные, иногда сосочкообразные, 2.5 мкм дл., 1.7—2.6 мкм шир. в основании. Антеридии моноклинные, реже диклинные, 1—2 у оогония, крючкообразно изогнутые. Ооспора плеротическая, 10—24 мкм диам., с гладкой оболочкой 0.9—2.1 мкм толщ.

В почве.

Китай.

Близкий по морфологии вид *P. irregulare*.

Pythium lucens Ali-Shtayeh in Ali-Shtayeh et Dick, *Bot. J. Lin. Soc.* 91, 1—2: 303. 1985.

Гифы 3.5—6.5 мкм диам. Спорангии шаровидные, терминальные, интеркалярные, 15—28 мкм диам., прорастают зооспорами; циста 8—10 мкм диам. Оогонии шаровидные, терминальные, интеркалярные, 22—35 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, диклинные, 1—2 у оогония, булабовидные, широко прилегают к оогонию своей верхушкой. Ооспора аплеротическая, с оболочкой 1.5—2.5 мкм толщ.

В почве.

Англия.

Pythium lutarium Ali-Shtayeh in Ali-Shtayeh et Dick, *Bot. J. Lin. Soc.* 91, 1—2: 309. 1985.

Гифы 2.5—8.0 мкм диам. Имеются гифальные вздутия. Спорангии нитевидные, вздутые, как правило, не разветвленные, прорастают зоо-

спорами; циста 7—12 мкм диам. Оогонии шаровидные, интеркалярные, терминальные, 20—28 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные; антеридиальная клетка булабовидная. Ооспора плеротическая, с оболочкой 1.5—3.5 мкм толщ.

В почве.

Англия.

Pythium macrosporum Vaartaja et Plaats-Niterink in Plaats-Niterink, Stud. Mycol., 21: 89. 1981.

Гифы около 8 мкм толщ. Встречаются крупные аппрессории. Спорангии терминальные, интеркалярные, шаровидные, 12—45 мкм диам.; циста 14—22 мкм диам. Органы полового размножения в одиночной культуре образуются редко, чаще при культивировании двух изолятов. Оогонии терминальные, реже интеркалярные, шаровидные, 21—30 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, 1—4 у оогония; антеридиальная ветвь иногда разветвленная, неровная по толщине; антеридиальная клетка 10—18 × 7—8 мкм, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, 19—28 мкм диам., с гладкой оболочкой до 3 мкм толщ.

На *Acer platanoides*, *Iris* sp., *Pinus resinosa*, в торфяной почве.

Европа (Германия, Нидерланды), Сев. Америка (Канада).

Pythium marinum Sparrow, Dansk bot. Ark. 8(6): 5. 1934; ? *P. maritimum* Höhnk, 1939.

Гифы до 3.5 мкм толщ. Спорангии нитевидные; прорастание зооспорами; циста 6—9 мкм диам. Оогонии терминальные, на короткой боковой ветви, сферические, иногда эллипсоидальные, с маленьким верхушечным бугорком. Антеридии диклинные, по 1 у оогония; антеридиальная ветвь может быть разветвленной, антеридиальная клетка клювовидная, 11—13 × 6—8 мкм. Ооспора одиночная, плеротическая, 13—20 × 15—21 мкм, с гладкой оболочкой 1.5—2 мкм толщ.

На *Ceramium rubrum* и видах *Porphyra*, на растительных остатках в воде.

Европа (Дания, Украина).

Вид *P. maritimum* (отмеченный в Германии и на Украине) морфологически очень близок к *P. marinum*, от которого отличается моноклинными антеридиями. Плаатс-Нитеринк (Plaats-Niterink, 1981) рассматривает его как синоним последнего.

Pythium mastophorum Drechs., J. Wash. Acad. Sci. 20: 411. 1930.

Гифы до 8 мкм толщ. Спорангии терминальные, интеркалярные, сферические, 21—48 мм диам. Оогонии терминальные, на короткой боковой ветви, шаровидные, 30—48 мкм диам., с шиповатой оболочкой; шипы конические, сосочковидные, 2—8 мкм дл., 2—6 мкм шир. в основании. Антеридии диклинные, одиночные; антеридиальная ветвь часто с отростками; антеридиальная клетка терминальная, иногда интеркалярная, часто дольчатая, широко соприкасается с оогонием

своей вершечной частью. Ооспора аплеротическая или плеротическая, 23—45 мкм диам., с гладкой оболочкой до 4 мкм толщ.

На *Apium graveolens*, *Bellis perennis*, *Brassica vulgaris*, *Calceolaria crenatifolia*, *Petroselinum crispum*, в почве хвойной плантации.

Европа (Англия), Сев. Америка (США), Южн. Америка (Аргентина), Австралия.

Близкий по морфологии вид *P. polymastum*.

Pythium minor Ali-Shtayeh in Ali-Shtayeh et Dick, Bot. J. Lin. Soc., 91, 1—2: 299. 1985.

Гифы 2.5—7.0 мкм толщ. Гифальные вздутия шаровидные, интеркалярные или терминальные, 20—40 мкм диам. Спорангии не известны. Оогонии шаровидные, интеркалярные, терминальные, 10—16 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, диклинные, антеридиальная клетка булавовидная, антеридиальная ветвь часто разветвленная. Ооспора одиночная или несколько (иногда до 6 в оогонии), плеротическая.

В почве.

Англия.

Pythium mycoparasiticum Deacon, S.A.K. Laing et L. A. Berry, Mycotaxon, 17, Oct.-Dec., p.1. 1991.

Гифы 3.0—5.0 мкм толщ. Спорангии не обнаружены. Оогонии терминальные, шаровидные, 16—28 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, реже моноклинные, 2—4(6) у оогония; антеридиальная клетка булавовидная, 7—10 мкм дл., 4—6 мкм шир.; антеридиальная ветвь длинная, часто разветвленная, часто как бы обволакивает оогоний. Ооспора плеротическая, желтоватая, с оболочкой 1.1—2.5 мкм толщ.

В почве, заселенной другими грибами, в частности *Phiallophora* sp. Агрессивный микопаразит.

Англия.

Pythium myriotylum Drechs., J. Wash. Acad. Sci. 20: 404. 1930, *P. polyandrum* van Hall, 1925 (nom. nudum) (non *Nematosporangium polyandron* Sideris, 1931).

Гифы до 8.5 мкм толщ. Аппрессории булавовидные или серповидные, 60 × 11 мкм, часто образуются в виде грозди. Спорангии терминальные, интеркалярные, нитевидно-вздутые, разветвленные; циста 10—12 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, шаровидные, 20—35 мкм диам. Антеридии диклинные, редко моноклинные, 3—6(10) у оогония; антеридиальная ветвь может быть разветвленная, антеридиальная клетка булавовидная, 8—30 × 4—8 мкм, соприкасается с оогонием своей вершечной частью. Ооспора аплеротическая, бесцветная или желтоватая, 18—29 мкм диам., с гладкой оболочкой 2 мкм толщ.

На различных видах высших растений, на растительных остатках в воде.

В странах с теплым климатом: Азия (Израиль, Индия, Индонезия, Китай, Япония), Южн. Америка (Бразилия), Африка, Австралия. Найден в Нидерландах на папоротнике в оранжерее.

Бликие по морфологии виды *P. aristosporum*, *P. arrhenomanes*, *P. volutum*.

Pythium nagaii S. Ito et Tokunaga, J. Fac. Agric. Hokkaido Univ. 32: 209. 1933.

Гифы до 4 мкм толщ. Спорангии терминальные, яйцевидные, грушевидные, реже шаровидные, 24—36 × 20—26 мкм, пролиферирующие, гифа прорастает сквозь спорангий или продолжает рост, оставляя его сбоку. Циста около 9.5 мкм. Оогонии терминальные, шаровидные, иногда неправильно округлые, 14—22 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, 1(2) у оогония, булабовидные, иногда округлые, соприкасаются с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, 12—19 мкм диам., с гладкой оболочкой 0.8—1.8 мкм толщ.

На проростках риса, в почве.

Азия (Китай, Япония), Сев. Америка (США).

Бликие по морфологии виды *P. middletonii*, *P. okanoganense*, *P. salpingophorum*, *P. vexans*.

Pythium nunn Lifshitz, Stanghellini et Baker, Mycotaxon, 20, 2: 374. 1984.

Гифы 1.5—6.5 мкм толщ. Имеются гифальные вздутия, терминальные, редко интеркалярные, сферические, 12—22.5 мкм диам. Спорангии не обнаружены. Оогонии терминальные, шаровидные, 18.5—23.0 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, реже диклинные, 1—5 у оогония; антеридиальная клетка расширенная, улиткообразная. Ооспора аплеротическая, 18—20 мкм диам., с оболочкой до 2 мкм толщ.

В почве.

США.

Pythium okanoganense Lipps, Mycologia, 72: 1128. 1980.

Гифы до 8 мкм толщ. Спорангии терминальные, располагаются часто симподиально, шаровидные, грушевидные, 30—35 мкм диам., пролиферирующие; циста 11—14 мкм диам. Оогонии терминальные, на короткой боковой ветви, редко интеркалярные, шаровидные, 15—32 мкм диам., с гладкой, неровной по толщине оболочкой. Антеридий 1(3) у оогония, моноклинный, реже диклинный; антеридиальная клетка неправильной формы, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора аплеротическая или плеротическая, 13—29 мкм диам., с гладкой оболочкой 1.5—3 мкм толщ.

На *Triticum aestivum*.

США.

Бликие по морфологии виды *P. graminicola*, *P. iwayamai*, *P. polytylum*, *P. nagaii*.

Pythium ornamentatum B. Paul, Mycologia, 79, 5: 801. 1987.

Гифы до 7 мкм толщ. Гифальные вздутия (автор пишет: «гифальные вздутия или спорангии») интеркалярные, терминальные, шаровидные, овальные, неправильной формы, варьирующие в размерах; прорастание не обнаружено. Оогонии терминальные, реже интеркалярные, иногда в цепочке, шаровидные, 14—33 мкм диам., или удлинённые, 27—48 × 12—24 мкм, с шиповатой оболочкой. Шипы конические, иногда со слегка загнутым концом, 3.2—9.6 мкм дл., 1.6—4.0 мкм шир. в основании. Антеридии моноклинные, иногда гипогинные; антеридиальная клетка расширенная. Ооспора аплеротическая, плеротическая, с оболочкой 1—3.2 мкм толщ.

В почве.

Алжир.

Бликие по морфологии виды: *P. acanthicum*, *P. oligandrum*, *P. amasculinum*.

Pythium orthogonon Ahrens, Z. Pf. Krkh., Pf. Schutz, 78: 177. 1971.

Гифы до 5 мкм толщ. Спорангии терминальные, редко интеркалярные, шаровидные, 12—20 мкм диам. Зооспоры 9—11 × 5—7 мкм. Оогонии терминальные, латеральные, шаровидные, 17—20 мкм диам. Антеридии диклинные, моноклинные, 1(2) у оогония; антеридиальная клетка крючковидная, 10—18 × 6—9 мкм, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора плеротическая, с гладкой оболочкой 1.5—3 мкм толщ.

На *Zea mays*.

Ливия.

Бликие по морфологии виды: *P. pleroticum*, *P. rostratum*, *P. tracheiphilum*.

Pythium ostracodes Drechs., Phytopathology, 33: 286. 1943.

Гифы до 6 мкм толщ. Спорангии терминальные, шаровидные, 25—55 × 16—38 мкм, пролиферирующие, вторичный спорангий возникает на гифе, проросшей через первичный; циста 10—12 мкм диам. Оогонии интеркалярные, латеральные или терминальные, 14—43 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, реже диклинные, по 1—2 у оогония; антеридиальная клетка сосискообразная, 10—20 × 5—7 мкм, соприкасается с оогонием боковой частью. Ооспора плеротическая или близка к таковой, (13—)30—34(—41) мкм диам., с гладкой оболочкой 4—5 мкм толщиной.

На видах *Triticum*, *Nelumbium*.

Азия (Япония), Сев. Америка (США).

Бликие по морфологии виды: *P. helicoides*, *P. oedochilum*, *P. palinogenes*.

Pythium pachycaule Ali-Shtayeh in Ali-Shtayeh et Dick, Bot. J. Lin. Soc. 91, 1—2: 313. 1985; *P. pachycaule* var. *ramificatum* B. Paul, 1993.

Гифы 4.0—10.0 мкм толщ. Спорангии нитевидные, терминальные, иногда разветвленные, прорастают зооспорами; циста 7—12 мкм диам.

Оогонии цилиндрические, шаровидные, мешковидные, чаще терминальные на длинной утолщенной гифе (как бы на толстом стебле), 24—34 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, диклинные; антеридиальная клетка булавовидная, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, с оболочкой 1.5—3.0 мкм толщ.

В почве.

Англия.

Близкий по морфологии вид *P. cylindrosporum*.

***Pythium palingenes* Drechs., J. Was. Acad. Sci. 20: 416. 1930.**

Гифы до 7 мкм толщ. Встречаются аппрессории. Спорангии терминальные, шаровидные, яйцевидные, 24—42 × 18—33 мкм, с верхушечным бугорком, пролиферирующие, вторичный спорангий образуется внутри первичного или на гифе, прорастающей сквозь первичный. Циста 11—17 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, латеральные, иногда сидячие, шаровидные, 19—40 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, (1)2(4) у оогония; антеридиальная ветвь закручивается вокруг оогониальной; антеридиальная клетка цилиндрическая, 10—28 × 6—8 мкм, соприкасается с оогонием, прилегая к нему всей своей боковой частью. Ооспора аплеротическая, 17—37 мкм диам., желтоватая, с гладкой оболочкой 1.5—3.5 мкм толщ.

На корнях *Ambrosia trifida*, *Prunella* sp., *Senecio jacobaea*.

США.

Близкий по морфологии вид *P. oedochilum*.

***Pythium parvum* Ali-Shtayeh in Ali-Shtayeh et Dick, Bot. J. Lin. Soc. 91, 1—2: 303. 1985.**

Гифы 2.5—6.0 мкм диам. Гифальные вздутия шаровидные, интеркалярные, терминальные, 10—25 мкм диам. Спорангии не обнаружены. Оогонии сферические, интеркалярные, 10—20 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии гипогинные, цилиндрические. Ооспора плеротическая, с оболочкой 0.5 мкм толщ.

В почве.

Англия.

***Pythium periilum* Drechs., J. Wash. Acad. Sci. 20: 403. 1930.**

Гифы до 6 мкм толщ. Встречаются аппрессории. Спорангии вздуто-нитевидные, в комплексе, 16—20 мкм шир. Оогонии терминальные, интеркалярные, шаровидные, часто включают часть оогониальной ветви, 17—23 мкм диам. Антеридии моноклинные, реже диклинные, 2—5 у оогония; одна антеридиальная ветвь может нести до 5 крючковидных антеридиальных клеток, 7—14 × 4—5 мкм, соприкасаются с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора плеротическая или близка к таковой, бесцветная или светло-желтая, с гладкой оболочкой 1—2 мкм толщ.

На *Elytrigia repens*, *Medicago sativa*, *Saccharum officinarum*, в почве. Азия (Индия, Китай), Сев. Америка (США), Австралия.

Бликие по морфологии виды *P. myriotylum*, *P. torulosum*.

Pythium periplocum Drechs., J. Wash. Acad. Sci. 20: 405. 1930;
P. periplocum var. *coimbatorensis* Balakrishnan, 1948 (nom. inval.).

Гифы до 9 мкм толщ. Спорангии терминальные или интеркалярные, нитевидно или мешковидно вздутые, разветвленные, дольчатые, в комплексе; циста 8—11 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, 19—29 мкм диам., с шиповатой оболочкой. Шипы тупоконечные, 2—4(—5) мкм дл., 1.5—3 мкм шир. в основании. Антеридии диклинные, 1—4 у оогония; антеридиальная клетка булавовидная, широко соприкасается с оогонием, как правило. боковой частью. Ооспора аплеротическая, шаровидная, 16—26 мкм диам., с гладкой оболочкой 3 мкм толщ.

На *Cineraria* sp., *Citrullus vulgaris*, *Cucumis melo*, *Gossypium* sp. *Phoenix dactylifera*, *Prunus serotina*, в почве.

Европа (Нидерланды), Азия (Пакистан), Сев. Америка (США), Юж. Америка (Аргентина, Бразилия), Африка (Судан).

Это единственный известный в роде *Pythium* вид с нитевидно вздутыми спорангиями и оогониями с шиповатой оболочкой.

Pythium perplexum Kouyeas et Theohari, Annls Inst. Phytopathol. Benaki, N.S., 11: 282. 1977.

Спорангии варьируют по форме и размерам, терминальные, интеркалярные, иногда в цепочке, 8—36 мкм диам; циста 8—10.5 мкм диам. Оогонии терминальные на короткой боковой оогониальной ветви, часто прикрепленные широким основанием, шаровидные, 17—30 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии 1(2) у оогония, обычно моноклинные, возникают вблизи оогония; антеридиальная клетка широко соприкасается с оогонием своей верхушечной частью, как бы расплющиваясь. Ооспора аплеротическая, 15—25 мкм диам., желтоватого цвета, с гладкой оболочкой 1.5—1.7 мкм толщ.

На *Humulus lupulus*, *Medicago sativa*, в почве.

Европа (Англия, Греция, Ирландия, Франция),

Бликий по морфологии вид *P. vexans*.

Pythium pleroticum T. Ito, J. Jap. Bot. 20: 59. 1944.

Гифы тонкие. Гифальные вздутия терминальные, интеркалярные, шаровидные, эллипсоидальные, грушевидные, 18—41 мкм диам., прорастающие ростковой трубкой. Оогонии терминальные, интеркалярные, сферические, 15—18 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моно- и диклинные, иногда возникают непосредственно под оогонием, на короткой антеридиальной ветви, булавовидные, 1—4 у оогония. Ооспора одиночная, плеротическая, 15—18 мкм диам., с гладкой оболочкой 0.5—0.8 мкм толщ.

В воде рисовых чек и очистных сооружений.

Европа (Украина), Азия (Япония).

Бликие по морфологии виды *P. salpingophorum* и *P. hetmianum*.

Pythium plurisporium Abod, Shew, Grand et Lucas, Mycologia, 87, 6: 897. 1995.

Гифы 5.0—6.3 мкм толщ., часто дендровидно-разветвленные. Иногда встречаются гифальные вздутия до 50 мкм диам. и аппрессории. Спорангии дольчатые, состоят из неравномерно расширенных элементов, (50—)70(—90) мкм дл.; эвакуационная трубка 6.25 мкм диам. и (75—)100(—125) мкм дл., в везикуле формируется 10—20 зооспор; циста (3—)8(—10) мкм диам. Оогонии терминальные, редко интеркалярные, шаровидные, 17—30 мкм диам., с гладкой оболочкой, образуются на гифе, на которой часто несколько подоогонимальных вздутий. Антеридии диклинные, 4—6(—10) у оогония; антеридиальная клетка булавовидная, 6—8 × 12—17 мкм, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспоры 1—6 в оогонии, аплеротические, (12—)14.5(—25) мкм диам., с гладкой оболочкой 1.25—2.5 мкм толщ.

На *Agrostis palustris*.

США.

Pythium polycarpum B. Paul, Hydrobiologia, 131, 1: 31. 1986.

Диагноз остался недоступен.

В воде.

Алжир.

Pythium polytylum Drechs., J. Wash. Acad. Sci. 20: 415. 1930.

Гифы до 8 мкм толщ. Спорангии интеркалярные, терминальные, сферические, пролиферирующие, вторичный спорангий образуется на гифе, проросшей сквозь первичный; циста 9—11 мкм диам. Оогонии терминальные, латеральные (тогда сидячие), шаровидные, 25—40 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, реже моноклинные, терминальные, 1(4) у оогония; антеридиальная клетка цилиндрическая, согнутая, соприкасается с оогонием чаще небольшой верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, желтоватая, 22—35 мкм диам., с гладкой оболочкой 2—3.5 мкм толщ.

На *Chrysanthemum morifolium*, *Prunella vulgaris*, *Spinacia oleracea*.

США.

Ближние по морфологии виды *P. helicoides*, *P. oedochilum*, *P. ostracodes*.

Pythium porphyrae Takahashi et Sasaki, Trans. mycol. Soc. Japan, 18: 280. 1977.

Гифы до 4.5 мкм толщ. Спорангии нитевидные, неотличимые от вегетативной гифы, образуют 6—17 зооспор при 25 °С. Оогонии интеркалярные, редко терминальные, шаровидные, 15—20 мкм диам. Антеридии диклинные, 1—2(4) у оогония; на одной антеридиальной ветви часто образуются две шаровидные или булавовидные антеридиальные клетки. Ооспора плеротическая, с утолщенной оболочкой.

На *Porphyra yezoensis*.

Япония.

Ближние по морфологии виды *P. marinum*, *P. monospermum*.

Pythium prolatum Hendrix et Campbell, Mycologia, 61: 387. 1969.

Гифы до 7 мкм толщ. Спорангии яйцевидные, удлинено-эллипсоидальные, иногда неправильной формы, 100(—120) × 20—40 мкм, способные к пролиферации. Оогонии терминальные, 17—33 мкм диам., с шиповатой оболочкой; шипы конические, туповершинные, иногда сосочкообразные, 4—8 мкм дл. Антеридии диклинные, 1(2) у оогония, антеридиальная ветвь может быть со вздутиями, антеридиальная клетка неправильной формы, широко соприкасается с оогонием своей боковой частью. Ооспора почти аплеротическая, 16—28 мкм диам., с гладкой оболочкой 1.5—3 мкм толщ.

В почве под *Camellia*, *Cleyera*, *Rhododendron*.

США.

Бликие по морфологии виды *P. anandrum*, *P. megalacanthum*.

Pythium pyrilobum Vaartaja, Mycologia, 57: 425. 1965.

Гифы до 12 мкм толщ. Иногда образуются крупные, булавовидные аппрессории. Спорангии интеркалярные, шаровидные, грушевидные, с нитевидными элементами; циста 14 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, грушевидные, шаровидные, 23—33 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, моноклинные, 1—8 у оогония; на одной антеридиальной ветви по несколько, как правило, крючкообразно изогнутых антеридиальных клеток, которые соприкасаются с оогонием своей верхушечной, реже боковой частями. Ооспора аплеротическая, плеротическая, желтоватая, 20—32 мкм диам., с гладкой оболочкой 1.7—4 мкм толщ.

На сеянцах *Pinus radiata*, на *Agrostis palustris* и растительных остатках почвы.

Европа (Англия), Азия (Япония), Австралия.

Бликие по морфологии виды *P. aristosporum*, *P. myriotylum*, *P. scleroteichum*, *P. tardicrescens*.

Pythium radiosum B. Paul, Mycol. Helvetica, 5, 1: 2. 1992.

Спорангии и оогонии интеркалярные, с шиповатой оболочкой. У последних — шипы конические, сосочковидные. Антеридии отсутствуют. Ооспоры аплеротические и плеротические.

В окультуренной почве.

Франция.

Pythium ramificatum B. Paul, Hydrobiologia, 140, 3: 233—236. 1986.

Спорангии и зооспоры не обнаружены. По форме и размерам оогониев и ооспор гриб наиболее близок к *P. ultimum* var. *ultimum* и *P. toruloides*. Отличия в основном по скорости роста и требованиям к кардинальным температурам.

В воде.

Алжир.

Pythium salinum Höhnk, Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., 2: 89. 1953.

Гифы до 5 мкм толщ. Спорангии шаровидные, (8—)16—21(—24.5) мкм диам. Оогонии шаровидные, 8—24 мкм диам., с гладкой

оболочкой. Антеридии моноклинные и диклинные, 1 или несколько у оогония. Ооспора плеротическая, с гладкой оболочкой 1.5 мкм толщ.

В морской воде.

Германия.

Бликие по морфологии виды *P. pleroticum*, *P. tracheiphilum*.

Pythium salpingophorum Drechs., J. Wash. Acad. Sci., 20: 407. 1930; Phytopathology, 30: 805. 1940.

Гифы до 7 мкм толщ. Иногда образуются удлинённые, расположенные в цепочке аппрессории. Спорангии терминальные или интеркалярные, пролиферирующие, шаровидные; циста 10—12 мкм диам. Оогонии интеркалярные, часто по 2—5 в цепочке, 11—25 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, образуются сразу под оогонием, редко диклинные, 0—3 у оогония. Ооспора плеротическая, 10—24 мкм диам., с гладкой оболочкой 1—1.5(—3) мкм толщ.

На *Ceanothus cyanus*, видах *Lupinus*, на *Lycopersicon esculentum*, *Pisum sativum*, *Spinacia oleracea*, в почве.

Европа (Германия), Сев. Америка (Канада, США).

Pythium scleroteichum Drechs., J. agric. Res., 49: 887. 1934.

Гифы до 7 мкм толщ. Встречаются аппрессории. Спорангии и зооспоры не известны. Оогонии терминальные, интеркалярные, шаровидные, 17—34 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, реже диклинные, 1—5 у оогония; антеридиальная ветвь часто с продольными бороздками, иногда раздваивается или обвивает гифу, поддерживающую оогоний; антеридиальная клетка неправильно цилиндрическая, 4—7 мкм дл., соприкасается с оогонием всей боковой частью. Ооспора аплеротическая, желтоватая, 13—30 мкм диам., с гладкой оболочкой 0.8—1.5 мкм толщ.

На *Ipomoea batatas*.

США.

Вид сомнительный, возможно, принадлежит к роду *Aphanomyces* d By.

Pythium sinense Yu, Acta Microbiol. sin. 13: 120. 1973.

Гифы 1.7—7.7 мкм толщ. Спорангии сферические, эллипсоидальные, яйцевидные, лимоновидные, часто сидячие сбоку на основной гифе или на очень короткой боковой ветви, 19—59 × 22—44 мкм; циста 6—10 мкм диам. Оогонии терминальные, редко интеркалярные, сферические, 15—37 мкм диам., с шиповатой оболочкой; шипы конические: 2.6—7.7 мкм дл., 1.7—4.3 мкм шир. в основании. Антеридии диклинные, редко моноклинные, терминальные, червеобразные, дубинообразные, 1—2 у оогония. Ооспора аплеротическая, сферическая, 15—29 мкм диам., с гладкой оболочкой 0.9—2.1 мкм толщ.

В почве, на *Capsicum frutescens*, *Lycopersicon esculentum*.

Китай.

Плаатс-Нитеринк (Plaats-Niterink, 1981) считает этот вид морфологически очень близким к *P. oligandrum*.

Pythium splendens Braun, J. agric. Res., 30: 1061. 1925; *P. splendens* var. *hawaiianum* Sideris, 1932.

Гифы до 9 мкм толщ. Спорангии и зооспоры не известны. Гифальные вздутия шаровидные, 25—43(—49) мкм диам., терминальные, редко интеркалярные, с гладкой оболочкой, часто с темным, плотным содержимым, прорастают 1—6 ростковыми трубками. Оогонии в основном образуются в культуре из нескольких изолятов (гетероталлизм), но иногда встречаются и в одиночных культурах (гомоталлизм). Оогонии терминальные, интеркалярные, шаровидные, (24—)27—32(—38) мкм диам. Антеридии диклинные, терминальные, редко интеркалярные, 1—8 у оогония; антеридиальная ветвь часто симподиально-разветвленная или обвивается вокруг оогония; антеридиальная клетка крупная, 20 × 15 мкм, клювовидноизогнутая, широко соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, (20—)22—28(—33) мкм диам., с оболочкой 1—3 мкм толщ.

На многих видах высших растений, в воде ирригационных водоемов и в почве.

Преимущественно в регионах с теплым климатом: Азия (Вьетнам, Индонезия, Камбоджа, Лаос), Африка (Конго, Нигерия), но есть находки и в Европе (Германия, Ирландия), и Сев. Америке (Канада, США), как правило в теплицах и оранжереях.

От гетероталлических видов *P. heterotallicum*, *P. intermedium*, *P. sylvaticum* отличается крупными оогониями, ооспорами и гифальными вздутиями.

Pythium sulcatum Pratt et Mitchell, Can. J. Bot., 51: 334. 1973.

Гифы до 7 мкм толщ. Встречаются аппрессории сосискообразной формы и часто в цепочке. Гифальные вздутия шаровидные, обратногрушевидные, яйцевидные, 45 × 26 мкм, иногда возникают на оогониальной ветви, вблизи оогония. Спорангии нитевидные, неотличимые от вегетативной гифы. Зооспоры образуются при 20 °С. Циста 9—13 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, сферические, (14—)15—17(—21) мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные или диклинные, 1—3 у оогония; антеридиальная ветвь часто разветвленная; антеридиальная клетка очень разная по размеру, чаще крупная, соприкасается с оогонием, охватывая его всей своей боковой частью. Ооспора плеротическая, 13—15(—18) мкм диам., с оболочкой 1—1.5 мкм толщ.

На *Daucus carota*, *Petroselinum sativum*, в почве.

Сев. Америка (Канада, США).

Близкий по морфологии вид *P. scleroteichum*.

Pythium tardicrescens Vanterpool, Ann. appl. Biol., 25: 533. 1938.

Гифы до 5 мкм толщ. Часто образуются аппрессории и нитевидные вздутые лопастные гифальные вздутия. Зооспорообразование не известно. Оогонии терминальные, на короткой боковой ветви, иногда интеркалярные, шаровидные, 17—30 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии моноклинные, редко диклинные, терминальные, (1—)2—3(—6)

у оогония; антеридиальная клетка булавовидная или крючкообразная, соприкасается с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора аплеротическая, с гладкой оболочкой 1.2—2.0 мкм толщ.

На корнях растений сем. *Gramineae*.

Европа (Англия, Украина), Сев. Америка (Канада, США).

Бликие по морфологии виды *P. aristosporum*, *P. aphanidermatum*, *P. deliense*.

Pythium toruloides B. Paul, Trans. Brit. Mycol. Soc. 86, 2: 330. 1986.

Гифы 6.5 мкм толщ. Гифальные вздутия мешковидные, шаровидные или неопределенной формы, 11.2—35.2 мкм диам., терминальные, интеркалярные (тогда по 2—3 в цепочке). Спорангии не известны. Оогонии сферические, терминальные, интеркалярные, 17.5—30.0 мкм диам. Антеридии диклинные, моноклинные, от 1 до нескольких у оогония; антеридиальная ветвь длинная, разветвленная; антеридиальная клетка не ровная, вздуто-бугристая, широко прилегает к оогонию своей боковой частью. Ооспора одиночная или несколько (до 6) в оогонии, аплеротическая, с оболочкой 2.0—4.0 мкм толщ.

В воде.

Алжир.

Pythium tracheiphilum Matta, Phytopath. medit., 4: 51. 1965.

Гифы до 6 мкм толщ., аппрессории цилиндрические, мешковидные. Спорангии терминальные, интеркалярные, шаровидные, 22—34 мкм диам., если удлинённые, тогда 20—45 × 19—29 мкм; циста 8—10 мкм диам. В старых культурах и тканях растения-хозяина встречаются хламидоспоры, терминальные, интеркалярные, разнообразные по форме и размерам, с толстой оболочкой. Оогонии терминальные, интеркалярные, шаровидные, 13—18 мкм диам. Антеридии моноклинные, иногда диклинные, 1—2 у оогония. Ооспора плеротическая, с гладкой оболочкой 1.5—3 мкм толщ.

На *Lactuca sativa*.

Европа (Германия, Италия, Нидерланды), Сев. Америка (США).

Бликие по морфологии виды *P. pleroticum*, *P. rostratum*, *P. salinum*.

Pythium uladhum Park, Trans. Brit. mycol. Soc., 69: 230. 1977.

Колонии на целлюлозной среде бледно-желтые со слабым воздушным мицелием. Гифы до 6 мкм толщ. Зооспорангии и зооспоры не известны. Оогонии терминальные, на коротких боковых ветвях, шаровидные, 25—45 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридиальная ветвь иногда обвивает оогониальную и несет 2—4 (и более) антеридиальные клетки, которые соприкасаются с оогонием всей боковой частью. Ооспора аплеротическая или близка к плеротической, с гладкой тонкой оболочкой.

В воде ручья.

Ирландия.

Это второй в роде *Pythium* целлюлозолитический вид, другой — *P. fluminum*. От последнего отличается отсутствием зооспор и коралловидных гиф.

Pythium uncinulatum Plaats-Niterink et Blok, Neth. J. Pl. Path., 84: 135. 1978.

Гифы до 7 мкм толщ., аппрессории крупные, колбасовидные, иногда в цепочке. Спорангии терминальные, интеркалярные, шаровидные, 20—40 мкм диам; циста 15—16 мкм диам. Оогонии терминальные, 25—40 мкм диам., с шиповатой оболочкой. Шипы конические, островершинные, 7—10 мкм дл. и 4—5 мкм шир. у основания, слегка загнутые и напоминающие шипы розы; оогонияльная ветвь вблизи оогония часто закручена. Антеридии диклинные, 1—8 у оогония; антеридиальная клетка широко прилегает к оогонию вблизи его основания. Ооспора аплеротическая, 21—35 мкм диам., с гладкой оболочкой 3—4 мкм толщ.

На *Lactuca sativa*.

Нидерланды.

Близкий по морфологии вид *P. mastophorum*.

Pythium undulatum H. E. Petersen, Bot. Tidsskr. 29: 394. 1909 (repr. in *Annls mycol.* 8: 531. 1910); *Pythiomorpha undulata* (H. E. Petersen) Apinis, 1929; *Pythium undulatum* var. *litorale* Höhnk, 1953.

Гифы до 7 мкм толщ., слабо разветвленные. Имеются хламидоспоры интеркалярные и терминальные, округлые, размер их варьирует в зависимости от культуральной среды, темно-желтые, с гладкой оболочкой 2—5 мкм толщ. Молодые хламидоспоры с более тонкой и светлой оболочкой. Спорангии удлинено-яйцевидные, эллипсоидальные, до 150 мкм дл., часто с бугорком на вершине, способные к пролиферации; прорастают зооспорами; циста 15—20 мкм диам. Органы полового размножения не известны.

В воде, на листьях *Nymphaea alba*, *Nuphar luteum*, плодах *Iris* sp., в почве под *Pinus* sp.

Европа (Англия, Германия, Дания, Исландия, Нидерланды, Польша, Словакия, Украина, Чехия), Азия (Индия, Китай), Сев. Америка (Канада, США).

Гриб хорошо растет в культуре, зооспорообразование при 5—20 °С. Иногда отмечается нетипичное для этого рода формирование зооспор внутри спорангия (Dissmann, 1927). Описанная разновидность *P. undulatum* var. *litorale* отличается от типовой более удлиненными спорангиями (до 420 мкм дл.). Однако имеются данные (Dissmann, 1927; Sparrow, 1932, 1960; Goldie-Smith, 1952), что размер спорангиев зависит от субстрата. Существует мнение, что вид *Pythiomorpha undulata* должен быть перенесен в род *Phytophthora* — *Ph. undulata* (H. E. Petersen) Dick (Dick, 1989).

Близкий по морфологии вид *P. helicoides*.

Pythium violae Chesters et Hickman, Trans. Brit. mycol. Soc., 27: 60. 1944.

Гифы до 6 мкм толщ. Спорангии не известны. Имеются терминальные и интеркалярные гифальные вздутия, 15—30 мкм диам. Оогонии терминальные, интеркалярные, шаровидные, 25—40 мкм диам., с глад-

кой оболочкой. Антеридии чаще моноклинные, иногда сидячие или диклинные, 1—8 у оогония. Ооспора аплеротическая, 22—35 мкм диам., с гладкой оболочкой до 3 мкм толщ.

В почве.

Австралия.

Близкие по морфологии виды *P. ultimum* и *P. paroecandrum*.

Pythium volutum Vanterpool et Truscott, Can. J. Res., 6: 77. 1932; ? *P. helicum* T. Ito, 1944; ? *P. zingiberis* Takahashi, 1954 (ut «*zingiberum*»).

Гифы до 5.5 мкм толщ. Спорангии нитевидные, разветвленные, с небольшими лопастными выростами; циста 10—14 мкм диам. Оогонии терминальные, на короткой боковой гифе, редко интеркалярные, шаровидные, около 30 мкм диам., с гладкой оболочкой. Антеридии диклинные, редко моноклинные, 3—6(10) у оогония; антеридиальная ветвь длинная, закручивается вокруг оогониальной; 1—4 булабовидных или крючкообразных антеридиальных клеток расположены на одной антеридиальной ветви, соприкасаются с оогонием своей верхушечной частью. Ооспора шаровидная или эллиптическая, аплеротическая с гладкой оболочкой до 2 мкм толщ.

На различных злаках, а также на *Citrullus vulgaris*, *Hibiscus* sp. *Ipomoea* sp., *Lycopersicon esculentum*, *Zingiber officinale*.

Европа (Англия, Нидерланды), Азия (Япония), Сев. Америка (Канада, США).

ВИДЫ СОМНИТЕЛЬНЫЕ И ИСКЛЮЧЕННЫЕ ИЗ РОДА

Pythium actinosphaerii Brandt, Uber. K. preuss. Akad. Wiss. Berlin, 1: 339. 1881.

Pythium australe Shahzad in Dick, Keys to Pythium: 52. 1990.

Pythium autumnale Sadebeck, Tagebl. Versamm. dt. Naturf. Ärzte, Breslau, 49: 100. 1876.

Pythium cactacearum Preti, Riv. Patol. veg. 26: 349. 1936.

Pythium characearum De Wildeman, Annls Soc. belg. Microsc. 20: 119. 1896.

Pythium chlorococci Lohde, Tagebl. Versamm. dt. Naturf. Ärzte, Breslau, 47: 203. 1874.

Pythium circumdans Lohde, Tagebl. Versamm. dt. Naturf. Ärzte, Breslau, 47: 203. 1874.

Pythium conidiophorum Jokl, Öst. bot. Z. 67: 33. 1918.

Pythium cucumerinum D. Bakhiriev, Rastit. Zashcht., 32, 7: 13. 1984.

Pythium cucurbitacearum Takimoto, Ann. phytopath. Soc. Japan, 11: 91. 1941 (nom. inval.).

Pythium daphnidarum H. E. Petersen, Bot. Tidsskr. 29: 392. 1909. (repr. in Annls mycol. 8: 530. 1910).

Pythium debaryanum var. *viticola* Jain, Mag. Nagpur agric. Coll. 25: 8. 1951 (nom. inval.).

Pythium debaryi (Walz) Racib., Rozpr. Wydz. mat.-przyr. pol. Akad. Umiejet, 24: 8. 1891.

Pythium dichotomum Dangeard, Annls Sci. nat., Bot., Ser.7, 4: 313. 1886.

Pythium drechsleri B. Paul, Cryptogamie Mycol. 9, 4: 325. 1988 (nom. illeg.).

Pythium drechsleri Rajagopalan et K. Ramakrishnan, J. Madras Univ., sect. B. 37—38: 105. 1971.

Pythium echinocarpum S. Ito et Tokunaga, J. Fac. Agric. Hokkaido Univ. 32: 210. 1933.

Pythium entophyton Pringsh., Jb. wiss. bot. 1: 288. 1858.

Pythium equiseti Sadebeck, Verh. bot. ver. Brandenb. 16: 116. 1874.

Pythium fecundum Wahrlich, Ber. dt. bot. Ges. 5: 243. 1887.

Pythium ferax de Bary, Bot. Ztg. 39: 562. 1881.

Pythium fimbriatum De-la-Rue, Бюл. моск. об-ва испыт. природы, 42: 469. 1869 (nom. nudum).

Pythium fragariae Takahashi et Kawase, Ann. phytopath. Soc. Japan, 30: 183. 1965 (nom. inval.).

Pythium gibbosum De Wildeman, Annls Soc. belg. Microsc. 20: 121. 1896 (nom. provis.).

Pythium globosum Schenk, Verh. phys.-med. Ges. Würzb. 9: 25. 1859.

Pythium globosum Walz, Bot. Ztg., 28: 555. 1870.

Pythium helicum T. Ito, J. Bot. Lapan, 20: 56. 1944.

Pythium horinouchiense Hirane, Trans. Mycol. Soc. Japan, 2: 84. 1960 (nom. inval.).

Pythium hydrodictyorum De Wildeman, Annls Soc. belg. Microsc. 21: 24. 1897.

Pythium imperfectum Cornu, Annls Sci. nat. Bot., Ser. 5, 15: 13. 1872 (non. Höhnk, 1953).

Pythium imperfectum Höhnk, Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 2: 72. 1953 (non Cornu 1872).

Pythium incertum Renny ex W.G. Smith, Gdnrs' Chron., N.S. 5(125): 656. 1876.

Pythium laterale Pringsh., Jb. wiss. Bot. 9: 226. 1873 (nom. nudum).

Pythium lobatum Rajagopalan et K. Ramakrishnan, J. Madras Univ., sect. B. 37—38: 110. 1971.

Pythium marchantiae Nicolas, Bull. trimest. Soc. mycol. Fr. 43: 119. 1927 (1928?).

Pythium middletonii Rajagopalan et K. Ramakrishnan, J. Madras Univ., sect. B. 37—38: 108. 1971.

Pythium muscae Dangeard, Botaniste, 22: 452. 1931.

Pythium nelumbii Takahashi et Ouchi, Ann. phytopath. Soc. Japan, 30: 189. 1965 (nom. inval.).

Pythium nematosporangium (Racib.) Schroet. in Wildeman, Ann. de la Soc. Belge de Microscopie, 19: 206. 1895.

Pythium nicotianae Van Hall, Med. Inst. Plantenzkt., 67: 41. 1925.

Pythium opalinum Shahzad in Dick, Keys to Pythium: 58. 1990.

Pythium paddicum Hirane, Trans. Mycol. Soc. Japan, 2: 85. 1960 (nom. inval.).

Pythium palmivorum Butler, Mem. Dep. Agric. India, Bot. Ser. 1: 82. 1907.

Pythium parasiticum Rajagopalan et K. Ramakrishnan, J. Madras Univ., sect. B. 37—38: 109. 1971.

Pythium plerosporon Sideris, Mycologia, 24: 50. 1932.

Pythium proliferum Schenk, Verh. phys.-med. Ges. Wurzb., 9: 20. 1859 (non de Bary, 1860).

Pythium reptans d By., Jb. wiss. Bot. 2: 188. 1860.

Pythium sadebeckianum Wittmack, Mitt. Ver. Förd. Moorkult. 10: 83. 1892.

Pythium teratosporon Sideris, Mycologia, 24: 40. 1932.

Pythium thalassium Atkins, Trans. Brit. Mycol. Soc., 38: 31. 1955.

Pythium tuberculorum (Vuill.) Lechtova-Trnka, «Etude sur les Bacteries des Legumineuses et Observations sur quelques Champignons parasites des Nodosites». These, Paris: 453. 1931.

Pythium utriforme Cornu, Annls Sci. nat., Bot., Ser. 5. 15: 13. 1872.

Pythium zeae K. B. Deshpande et K. S. Deshpande, Sydowia, 18: 33. (1964) 1965.

Pythium zingiberis Takahashi, Ann. phytopath. Soc. Japan, 18: 115. 1954 (ut «zingiberum»).

ЛИТЕРАТУРА

Богоявленская Р. А., Пыстина К. А. *Pythium perniciosum* Serb. — возбудитель рассадной гнили табака // Микол. и фитопатол. 1974. Т. 8, вып. 6. С. 336—341.

Ванев С., Димитрова Е., Илиева Е. Гъбите в България. Том 2. Разред *Peronosporales*. София. 1993. С. 158—171.

Литвинов М. А., Дудка И. А. Методы исследования микроскопических грибов пресных и соленых (морских) водоемов. Л., 1975. С. 43—44.

(Логвиненко Л. И.) Логвіненко Л. І, Фікоміцети в стічних водах Безлюдівських очисних споруд // Мікробіол. журн. 1970. Т. 32, N 3. С. 317—322.

Мещерякова Р. И. Питиевые грибы сточных вод // Материалы 1-й конф. по спор. раст. Украины. Киев, 1971. С. 194—196.

Мещерякова Р. И., Логвиненко Л. И. Морфолого-систематические исследования грибов сточных вод // Биологическая наука в университетах и педагогических институтах Украины за 50 лет. Харьков, 1969. С. 69—73.

Наумов Н. А. Методы микологических и фитопатологических исследований. Л., 1937. 270 с.

Новотельнова Н. С., Пыстина К. А. Флора споровых растений СССР. Том XI. Грибы (3). Порядок *Peronosporales*. Л., 1985. С. 76—107.

Пыстина К. А. Методы выделения грибов рода *Pythium* Pringsh. из природных местобитаний // Микол. и фитопатол. 1973а. Т. 7, вып. 3. С. 249—252.

Пыстина К. А. Влияние стеролов и растительных масел на рост и половую репродукцию грибов рода *Pythium* Pringsh. // Микол. и фитопатол. 1973б. Т. 7, вып. 6. С. 493—498.

Пыстина К. А. Рост грибов рода *Pythium* Pringsh. в культуре при различных источниках питания // Микол. и фитопатол. 1974. Т. 8, вып. 3. С. 193—200.

Пыстина К. А. Систематика рода *Pythium* Pringsh. // Новости систематики низших растений. Л., 1975. Т. 12. С. 213—219.

Пыстина К. А. Экологические особенности грибов рода *Pythium* Pringsh. // Микол. и фитопатол. 1993. Т. 27, вып. 4. С. 52—57.

Татаренко Е. С., Ульянова И. П., Леонова Л. И. Влияние ионов металлов на водные грибы // Материалы V Конф. по низшим растениям Закавказья. Баку, 1979. С. 96—97.

Тверской Д. Л. Корнеед сахарной свеклы и значение грибов в его развитии: Дис... докт. биол. наук. Л., 1955. (БИН АН СССР).

Ячевский А. А. Определитель грибов. Том I. Совершенные грибы. Санкт-Петербург, 1913. 934 с.

Abdelzaher H. M. A., Ichitani T., Elnaghy M. A. Effect of temperature, hydrogen ion concentration and osmotic potential on oospore germination of five *Pythium* spp. isolated from pond water // Mycoscience. 1994a. Vol. 35, N 4. P. 315—318.

Abdelzaher H. M. A., Ichitani T., Elnaghy M. A. *Pythium marsipium* from pond water in Osaka // Mycol. Res. 1994b. Vol. 98, N 8. P. 920—922.

Abdelzaher H. M. A., Ichitani T., Elnaghy M. A. A technique for isolating bacteria-free *Pythium* spp. from pond water // Mycoscience. 1994c. Vol. 35, N 4. P. 433—434.

Abdelzaher H. M. A., Morikawa T., Ichitani T., Elnaghy M. A. Classification of *Pythium* «group F» based on mycelial protein and isozyme patterns // Mycoscience. 1995. Vol. 36, N 1. P. 45—49.

Adams P. B. *Pythium aphanidermatum* oospore germination as affected by time, temperature and pH // Phytopathology. 1971. Vol. 61, N 9. P. 1149—1150.

Aderungboye F. O., Esuruoso O. F. Ecological studies on *Pythium splendens* Braun in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) plantation soil // Plant and Soil. 1976. Vol. 44, N 2. P. 11—14.

Agnihotri V. P. Production and germination of appressoria in *Pythium irregulare* // *Mycologia*. 1969. Vol. 61, N 2. P. 967—986.

Agnihotri V. P., Vaartaja O. The influence of nitrogenous compounds on growth of *Pythium* species // *Can. J. Microbiol.* 1967. Vol. 13, N 3. P. 1509—1519.

Agnihotri V. P., Vaartaja O. Seed exudates from *Pinus resinosa* and their effects on growth and zoospore germination of *Pythium afertile* // *Can. J. Bot.* 1968. Vol. 46, N 9. P. 1135—1141.

Agnihotri V. P., Vaartaja O. Effect of seed exudates of *Pinus resinosa* on the germination of sporangia and on the population of *Pythium irregulare* in the soil // *Plant and Soil*. 1970. Vol. 32, N 1. P. 246—249.

Al-Hassan K. K., Fergus C. L. The influence of oils and sterols on sexual reproduction of species of *Pythium* // *Mycologia*. 1968. Vol. 60, N 6. P. 1243—1247.

Al-Hassan K. K., Fergus C. L. The effects of nutrients and environment on germination and longevity of oospores of *Pythium hydnosporum* // *Mycopathol. Mycol. appl.* 1973. Vol. 51, N 4. P. 283—297.

Aleem A. A. *Pythium marinum* Sparrow (Phycomycetes) infesting *Porphyra leucosticta* Thuret in the Mediterranean Sea // *Bot. Mar.* 1980. Vol. 23, N 6. P. 405—407.

Apinis A. E. Concerning occurrence of Phycomycetes in alluvial soils of certain pastures, marshes and swamps // *Nova Hedwigia*. 1964. N 8. P. 103—126.

Ark P. A., Middleton J. T. *Pythium* black rot of *Cattleya* // *Phytopathology*. 1949. Vol. 39, N 8. P. 1060—1064.

Atkinson G. F. Some problems in the evolution of the lower fungi // *Annls mycol.* 1909. N 7. P. 441—472.

Avila F. J., Yuen G. Y., Klopfenstein N. B. Characterization of a *Pythium ultimum* — specific antigen and factors affect its detection using a monoclonal antibody // *Phytopathology*. 1995. Vol. 85, N 11. P. 1378—1387.

Ayers W. A., Lumsden R. D. Factors affecting production and germination of oospores of three *Pythium* species // *Phytopathology*. 1975. Vol. 65, N 10. P. 1094—1101.

Banihashemi Z. A new technique for isolation of *Phytophthora* and *Pythium* species from soil // *Plant Dis. Report*. 1970. Vol. 54, N 3. P. 261—262.

Barr D. J. S., Desaulniers N. L. The flagellar apparatus in zoospores of *Phytophthora*, *Pythium* and *Halophytophthora* // *Can. J. Bot.* 1992. Vol. 70, N 11. P. 2163—2169.

Barton R. Germination of oospores of *Pythium mamillatum* in response to exudates from living seedlings // *Nature*. 1957. N 180, P. 612—614.

Barton R. Occurrence and establishment of *Pythium* in soil // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1958. Vol. 41, N 2. P. 207—222.

Barton R. Saprophytic activity of *Pythium mamillatum* in soils. I. Influence of substrate composition and soil environment // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1960. Vol. 43, N 3. P. 529—540.

Beck S. J., Erb K. Facultative parasitism of *Spirogyra* sp. (Chlorophyta) by *Saprolegnia asterophora* and *Pythium gracile* (Eumycota, Oomycetes) // *J. Phycol.* 1984. Vol. 20, N 1. P. 13—19.

Belkhiri A., Dick M. W. Comparative studies on the DNA of *Pythium* species and some possibly related taxa // *J. Gen. Microbiol.* 1988. Vol. 134. P. 2673—2683.

Benjamin C. R., Slot A. Fungi in Haiti // *Sydowia*. 1970. Vol. 23. P. 125—163.

Berlese A. N., de Toni J. B. Phycomycetes // Saccardo P. A. *Syll. Fung.* 1888. Vol. 7. 270 p.

Berner K. E., Champman E. S. The cellulolytic activity of six oomycetes // *Mycologia*. 1977. Vol. 69, N 6. P. 1232—1236.

Biesbrock J. A., Hendrix F. F., jr. A taxonomic study of *Pythium irregulare* and related species // *Mycologia*. 1967. Vol. 59, N 6. P. 943—952.

Biesbrock J. A., Hendrix F. F. Influence of soil water and temperature on root necrosis of peach caused by *Pythium* ssp. // *Phytopathology*. 1970. Vol. 60, N 5. P. 880—882.

Booth T., Barrett H. Occurrence and distribution of zoosporic fungi from Devon Island, Canadian Eastern Arctic // *Can. J. Bot.* 1971. Vol. 49, N 3. P. 359—369.

Botha W. J. Zoospore production in *Pythium spinosum* // *Mycol. Res.* 1993. Vol. 97, N 12. P. 1495—1498.

Bowman R. D., Mumma R. O. The lipids of *Pythium ultimum* // *Biochem. Biophys. Acta*. 1967. N 144. P. 501—510.

Briard M., Dutertre M., Rouxel F., Brygoo Y. Ribosomal RNA sequence divergence within the Pythiaceae // *Mycol. Res.* 1995. Vol. 99, N 9. P. 1119—1127.

Burr T. J. A selective medium for the isolation of *Pythium aphanidermatum* from field soil // *Phytopathology*. 1973. Vol. 63, N 8. P. 1215.

- Butler E. J. An account of the genus *Pythium* and some Chytridiaceae // Mem. Dept. Agr. Ind. Bot. ser. 1907. Vol. 1, N 5. 160 p.
- Butler E. J., Bisby G. R. The fungi of India // Imp. Council Agr. Res. Sci. Monogr. 1931. N 1. 237 P.
- Campbell W. A., Hendrix F. F. Jr. A new heterothallic *Pythium* from southern United States // Mycologia. 1967. Vol. 59, N 2. P. 274—278.
- Campbell W. A., Sleeth B. Variability of *Pythium ultimum* from Guayule // Mycologia. 1946. Vol. 38, N 1. P. 24—39.
- Cantrell H. F., Dowler W. M. Effects of temperature and pH on growth and composition of *Pythium irregulare* and *Pythium vexans* // Mycologia. 1971. Vol. 63, N 1. P. 31—37.
- Carpenter C. W. Morphological studies of the *Pythium*-like fungi associated with root rot in Hawaii // Bull. Exp. Sta. Hawaiian Sugar Plant. Assoc., Bot. ser. 3. 1921. P. 59—65.
- Carren K. H. Persistence of *Pythium myriotylum* in soils // Phytopathology. 1971. Vol. 61, N 5. P. 596—597.
- Chen W. Restriction fragment length polymorphisms in enzymatically amplified ribosomal DNAs of three heterothallic *Pythium* spp. // Phytopathology. 1992. Vol. 82, N 12. P. 1467—1472.
- Chen W., Hoy J. W. Genetic variability within *Pythium arrhenomanes* / *graminicola* complex // Phytopathology. 1992. Vol. 82, N 10. P. 1124.
- Chen W., Hoy J. W. Molecular and morphological comparison of *Pythium arrhenomanes* and *P. graminicola* // Mycol. Res. 1993. Vol. 97, N 11. P. 1371—1378.
- Chen W., Hoy J. W., Schneider R. W. Comparisons of soluble proteins and isozymes for seven *Pythium* spp. and applications of the biomedical data to *Pythium* spp. systematics // Mycol. Res. 1991. Vol. 95, N 5. P. 548—555.
- Chen W., Schneider R. W., Hoy J. W. Taxonomic and phylogenetic analyses of ten *Pythium* species using isozyme polymorphisms // Phytopathology. 1992. Vol. 82, N 10. P. 1234—1244.
- Chesters C. G. C. A contribution to the study of fungi in the soil // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1948. Vol. 30, N 1. P. 100—117.
- Clare B. G., Flentje N. T., Atkinson M. R. Electrophoretic patterns of oxidoreductases and other proteins as criteria in fungal taxonomy // Austr. J. Biol. Sci. 1968. N 21. P. 272—295.
- Colt W. M., Endo R. M. Ultrastructural changes in *Pythium aphanidermatum* zoospores and cysts during encystment, germination and penetration of primary lettuce roots // Phytopathology. 1972. Vol. 63, N 5. P. 751—752.
- Cooper B. A., Aronson J. M. Cell wall structure of *Pythium debaryanum* // Mycologia. 1967. Vol. 59, N 7. P. 658—670.
- Cornu M. Monographie des Saprolegniees // Ann. Sci. Nat. 1872. N 15. P. 5—198.
- Dayal R., Kiran U. Zoosporic fungi of India. New Delhi (India), 1988. 297 p.
- Deacon J. W. Studies on *Pythium oligandrum*, an aggressive parasite of other fungi // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1976. Vol. 66, N 3. P. 383—391.
- Deacon J. W., Henry C. M. Mycoparasitism by *Pythium oligandrum* and *P. acanthicum* // Soil Biol. Biochem. 1978. Vol. 10. P. 409—415.
- De Bary A. Einige neue Saprolegnieen // Jb. wiss. Bot. 1860. Bd 2. S. 169—192.
- De Bary A. Zur Kenntnis der Peronosporen / Bot. Ztg. 1881. N 139. S. 585—595, 601—609, 617—626.
- De Bary A., Woronin M. Beitrage zur Morphologie und Physiologie der Pilze. Untersuchungen über die Peronosporen und Saprolegnieen und die Grundlagen eines natürlichen Systems der Pilze // Abhandl. Senckenb. Naturf. Gesell. 1881. N 12. S. 225—370.
- De Cock A. W. A.M., de. Marine Pythiaceae from decaying seaweeds in the Netherlands // Mycotaxon. 1986. Vol. 25, N 1. P. 101—110.
- Defago G., Kern H. Absorption et transport du cholestérol par le *Pythium paroecandrum* // Phytopathol. Z. 1975. Vol. 84, N 1. P. 34—46.
- Denman S., Knox-Davies P. S. Overview of *Pythium* species and diseases recorded in South Africa from 1926 to the end of 1989 // Phytophylactica. 1992. Vol. 24, N 1. P. 79—84.
- Dennett C. W., Stanghellini M. E. Genetic and cytological evidence for a diploid life cycle in *Pythium aphanidermatum* // Phytopathology. 1977. Vol. 67, N 11. P. 1134—1141.
- Dick M. W. The maintenance of stock cultures of Saprolegniaceae // Mycologia. 1965. Vol. 57, N 5. P. 828—831.
- Dick M. W. *Phytophthora undulata* comb. nov. / Mycotaxon. 1989. Vol. 35. P. 449.
- Dick M. W. Keys to *Pythium*. (Reading, UK: Dick), 1990. 64 p.
- Dietrich S. M. C. Carbohydrates from the hyphal walls of some Oomycetes // Biochem. Biophys. Acta. 1973. N 313. P. 95—98.

- Dissmann E.** Vergleichende Studien zur Biologie und Systematik zweier *Pythium*-Arten // Arch. Protistenk. 1927. Bd 60. S. 142—192.
- Domsch K. H., Gams W.** Pilze aus Agrarboden. Stuttgart, 1970. S. 124—127.
- Drechsler C.** The cottony leak of cucumbers caused by *Pythium aphanidermatum* // J. Agric. Res. 1925. Vol. 30, N 10. P. 1035—1042.
- Drechsler C.** Two hyphomycetes parasitic on oospores of root-rotting oomycetes // Phytopathology. 1938. Vol. 28, N 1. P. 81—103.
- Drechsler C.** Three species of *Pythium* with proliferous sporangia // Phytopathology. 1941. Vol. 31, N 3. P. 478—507.
- Drechsler C.** Antagonism and parasitism among some oomycetes associated with root-rot // J. Wash. Acad. Sci. 1943a. Vol. 33. P. 21—28.
- Drechsler C.** Another hyphomycetous fungus parasitic on *Pythium* oospores // Phytopathology. 1943b. Vol. 33, N 3. S. 227—233.
- Drechsler C.** Several species of *Pythium* peculiar in their sexual development // Phytopathology. 1946. Vol. 36, N 10. P. 764—781.
- Drechsler C.** Germination of oospores of *Pythium Butleri* and *Pythium tardicrescens* // Phytopathology. 1947. Vol. 37, N 6. P. 438—439.
- Drechsler C.** Production of zoospores from germinating oospores of *P. ultimum* and *P. debaryanum* // Bull. Torrey Bot. Club. 1952. Vol. 79, N 6. P. 431—450.
- Drechsler C.** Development of *Pythium debaryanum* on wet substratum // J. Wash. Acad. Sci. 1953. Vol. 43. P. 213—225.
- Drechsler C.** Production of zoospores from germinating oospores of *Pythium butleri* // Sydowia. 1955. Vol. 9, N 6. P. 451—463.
- Drechsler C.** Production of zoospores from germinating oospores of *Pythium mamillatum* Meurs // Bull. Torrey Bot. Club. 1956. Vol. 83, N 3. P. 196—206.
- Drechsler C.** Two additional species of *Dactylella* parasitic on *Pythium* oospores // Sydowia. 1962. Vol. 15, N 1. P. 92—97.
- Drechsler C.** A slender-spored *Dactylella* parasitic on *Pythium* oospores // Phytopathology. 1963. Vol. 53, N 12. P. 1050—1052.
- Drechsler C.** A *Tridentaria* subsisting on testaceous rhizopods and *Pythium* oospores // Sydowia. 1964(1965). Vol. 18, N 2. P. 359—363.
- Eckert J. K., Tsao P. H.** A selective antibiotic medium for isolation *Phytophthora* and *Pythium* from plant roots // Phytopathology. 1962. Vol. 52, N 8. P. 771—777.
- Edson H. A.** *Rheosporangium aphanidermatum* — a new genus and species of fungus parasitic on sugar beets and radishes // J. Agr. Res. 1915. N 4. P. 279—292.
- Elliott R. F.** Viability of fungus cultures dried and stored over silica gel // N. Z. J.Sci. 1975. Vol. 18, N 4. P. 577—583.
- El-Nagdy M. A.** The occurrence of zoosporic fungi in forest soils from Egypt // Ztb. f. Mikrobiol. 1991. Bd 146, N 3. S. 231—236.
- Ershad D.** Contribution to the knowledge of *Pythium* species of Iran // Iran J. Plant Pathol. 1977. Vol. 13, N. 3—4. P. 26—39.
- Farr D. F., Bills G. F., Chamaris G. P., Rossman A. Y.** Fungi on plants and plant products in the United States. APS Press. Minnesota, 1989. 1250 p.
- Fatemi J.** A simple technique for isolation of *Phytophthora* and *Pythium* species from soil // Phytopathol. medit. 1974. Vol. 13, N 1—2. P. 120—122.
- Fell J. W., Master J. M.** *Phycomycetes* (*Phytophthora* spp. nov. and *Pythium* sp. nov.) associated with degrading mangrove (*Rhizophora mangre*) leaves // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53. P. 2908—2922.
- Fischer A.** Die Pilze Deutschland, Oesterreichs und der Schweiz // Rabenhorst L. Kryptogamen Flora, 1892. Bd IV. S. 396.
- Fitzpatrick H. M.** Generic concepts in the *Pythiaceae* and *Blastocladiaceae* // Mycologia. 1923. Vol. 15, N 4. P. 166—173.
- Flowers R. A., Hendrix J. W.** Gallic acid in a procedure for isolation of *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae* and *Pythium* spp. from soil // Phytopathology. 1969. Vol. 59, N 6. P. 725—731.
- Flowers R. A., Littrell R. H.** Oospore germination of *P. aphanidermatum* as affected by casein, gallic acid and pH levels in a selective medium // Phytopathology. 1972. Vol. 55, N 8. P. 710—727.
- Foley M. F., Deacon J. W.** Physiological differences between mycoparasitic and plant-pathogenic *Pythium* spp. // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1986. Vol. 86, N 2. P. 225—231.
- Follin J. C.** L'utilisation du benomyl pour l'isolement selectiv des *Pythiacees* // Rev. Plant Pathol. 1972. T. 51, N 6. P. 26.

Francis D. M., Gehlen M. F., Clair D. A. Genetic variation in homothallic and hyphal swellings isolates of *Pythium ultimum* var. *ultimum* and *P. ultimum* var. *sporangiferum* // *Molecular Plant-Microbe Interact.* **1994.** Vol. 7, N 6. P. 766—775.

Frey R. Chitin and zellulose in Pilzzellwänden // *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **1950.** N 60. S. 199—230.

Frezzi M. I. Phytopathogenic species of *Pythium* identified in the Argentina Republic // *Rev. Invest agric. B. Aires.* **1956.** Vol. 10, N 2. P. 113—115.

Fujita Y. Studies on pathogenic *Pythium* of laver red in Ariake Sea farm. 5. Germination of *Pythium porphyrae* oospores // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* **1978.** Vol. 44, N 1. P. 15—20.

Fujita Y., Zenitani B. Studies on pathogenic *Pythium* of laver red in Ariake Sea farm. 2. Experimental conditions and nutritional requirements for growth // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* **1977.** Vol. 43, N 1. P. 89—95.

Fukui R., Kinano S., Takamatsu S., Ichitani T. Taxonomic consideration on two closely related species, *Pythium paddicum* and *P. polypapillatum* // *Bull. Univ. Osaka Prefect.* **1987.** B 39. P. 21—31.

Fuller M. S., Lewis B., Cook P. Occurrence of *Pythium* sp. on the marine alga *Porphyra* // *Mycologia.* **1966.** Vol. 58, N 2. P. 313—318.

Gaerner A. Über das Vorkommen niederer Erdphycomyceten in Afrika, Schweden und in einigen mitteleuropäischen Standorten // *Arch. Mikrobiol.* **1954.** Vol. 21. S. 4—56.

Gaeumann E. Peronosporaceae // *Die Pilze Birkhaeuser. Basel,* **1926.** S. 66—76.

Gardner D. E., Hendrix F. F. Carbon dioxide and oxygen concentrations in relation to survival and saprophytic growth of *Pythium irregulare* and *Pythium vexans* in soil // *Can. J. Bot.* **1973.** Vol. 51, N 9. P. 1593—1598.

Gavino P. D., Frank N. M. Homothallism and genetic variation in the selfed progeny of the heterothallic *Pythium sylvaticum* // *Phytopathology.* **1994.** Vol. 84, N 10. P. 1074.

Gibson G. A. S. Potassium permanganate as a seed bed treatment against damping off in pines // *E. Afric. Agric. J.* **1955.** Vol. 20, N 3. P. 176—177.

Gilbert R. L., Cother E. J., Nikol H. J. Mathematical methods to compare growth curves of *Pythium arrhenomanes* and eleven other *Pythium* species as an aid to their identification // *Mycol. Res.* **1995.** Vol. 99, N 1. P. 1930—1934.

Gillings M. R., Tesoriero L. A., Gunn L. V. Detection of double-stranded RNA and virus-like particles in Australian isolates of *Pythium irregulare* // *Plant Pathol.* **1993.** Vol. 42, N 1. P. 6—15.

Gindrat D. Components in unbleached commercial chitin stimulate *Pythium ultimum* in sugar beet spermosphere // *Phytopathology.* **1976.** Vol. 66, N 3. P. 312—316.

Golden J. K., Powell W. M., Hendrix F. F. The influence of storage temperature on recovery of *Pythium* spp. and *Meloidogyne incognita* from field soils // *Phytopathology.* **1972.** Vol. 62, N 8. P. 819—822.

Goldie-Smith E. K. The sporangial phase of *Pythium undulatum* // *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* **1952.** Vol. 68. P. 273—292.

Gottlieb D., Knaus R. J., Wood S. G. Differences in sterol synthesizing pathways of sterol-producing and non-sterol-producing fungi // *Phytopathology.* **1978.** Vol. 68, N 8. P. 1168—1169.

Griffin D. M. Soil physical factors and the ecology of fungi. II. Behaviour of *Pythium ultimum* at small soil water suctions // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* **1963.** Vol. 46, N 3. P. 368—372.

Grove S. N., Bracker C. E., Morre D. J. An ultrastructural basis for hyphal tip growth in *Pythium ultimum* // *Amer. J. Bot.* **1970.** Vol. 57, N 3. P. 245—266.

Gugino J. L., Pokorny F. A., Hendrix F. F. Jr. Population dynamics of *Pythium irregulare* Buis. in container-plant production as influenced by physical structure of media // *Plant and Soil.* **1973.** Vol. 39, N 3. P. 591—602.

Ham A. M. Studies on vesicular-arbuscular endophytes. IV. Inoculation of species of *Allium* and of *Lactuca sativa* with *Pythium* isolates // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* **1962.** Vol. 45, N 2. P. 179—189.

Hancock J. G. Factors affecting soil populations of *Pythium ultimum* in the San Joaquin Valley of California // *Hilgardia.* **1977.** Vol. 45, N 4. P. 107—122.

Harder R., Persiel J. Notiz über das Vorkommen niederes Erdphycomyceten in der Antarktis // *Arch. Mikrobiol.* **1962.** Bd 41. S. 44—50.

Harder R., Übelmesser E. Notiz zur Frage des Vorkommens von Chytridineen und anderen Pilzen in tiefen Bodenschichten // *Arch. Mikrobiol.* **1957.** Bd 26. S. 353—357.

Hardman J. M., Dick M. W. Comparative resilience to dilution plate procedures shown by zoospore cyst of twenty *Pythium* species and five *Phytophthora* species // *Mycol. Res.* **1989.** Vol. 93, N 3. P. 383—384.

- Harper F. R.** Colonization of soil by two *Pythium* species // Diss. Abstr. 1962. N 22. P. 2144.
- Harrison R. W.** A method of isolating vesicular-arbuscular endophytes from roots // Nature. 1955. Vol. 175, N 4453. P. 432.
- Haskins R. H.** Morphology, nutrition and host range of a species of *Pythium* // Can. J. Microbiol. 1963. Vol. 9, N 4. P. 451—457.
- Hawker L. E., Harrison R. W., Nicholls V. D., Ham A. M.** Studies on vesicular-arbuscular endophytes. I. A strain of *Pythium ultimum* in roots of *Allium ursinum* and other plants // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1957. Vol. 40, N 4. 375—390.
- Hemmes D. E., Stasz T. E.** Ultrastructure of dormant, converted and germinating oospores of *Pythium ultimum* // Mycologia. 1984. Vol. 76, N 11. P. 924—935.
- Hendrix J. W.** Influence of sterols on growth and reproduction of *Pythium* and *Phytophthora* ssp. // Phytopathology. 1965. Vol. 55, N 5. P. 790—797.
- Hendrix F. F., jr., Campbell W. A.** A new heterothallic *Pythium* from the United States and Canada // Mycologia. 1968. Vol. 60, N 9. P. 802—805.
- Hendrix F. F., jr., Campbell W. A.** Heterothallism in *Pythium catenulatum* // Mycologia. 1969. Vol. 61, N 3. P. 387—391.
- Hendrix F. F., Campbell W. A.** *Pythium* species associated with golf turfgrasses in the South and Southeast // Plant Dis. Report. 1970. Vol. 54, N 5. P. 419—421.
- Hendrix F. F., Campbell W. A.** Taxonomy of *Pythium sylvaticum* and related fungi // Mycologia. 1974. Vol. 66, N 6. P. 1049—1053.
- Hendrix F. F., Campbell W. A., Chien C. Y.** Some Phycomycetes indigenous to soils of old growth forests // Mycologia. 1971. Vol. 63, N 2. P. 283—289.
- Hine R. B.** The occurrence of amino-acids in four species of *Pythium* // Mycologia. 1960. Vol. 52, N 4. P. 378—380.
- Hine R. B.** Effect of streptomycin and pimarinon on growth and respiration of *Pythium* species // Mycologia. 1962. Vol. 54, N 6. P. 640—646.
- Hine R. B., Luna L.** A technique for isolating *Pythium aphanidermatum* from soil // Phytopathology. 1963. Vol. 53, N 6. P. 727—728.
- Hoch H. C., Abawi G. S.** Mycoparasitism of oospores of *Pythium ultimum* by *Fusarium merismoides* // Mycologia. 1979. Vol. 71, N 3. P. 621—625.
- Hoch H. C., Fuller M. S.** Mycoparasitic relationships. I. Morphological features of interactions between *Pythium acanthicum* and several fungal hosts // Arch. Microbiol. 1977. Vol. 111, N 3. P. 207—224.
- Höhnk W.** Studien zur Brack- und Seewassermykologie. III. Oomycetes, T. 2 // Veröff. Inst. Meeresf. Bremerh. 1953. Bd 2, Hf. 1. S. 52—108.
- Höhnk W.** Phycomyceten von Island und Grönland // Veröff. Inst. Meeresf. Bremerh., 1960. Bd 7, Hf. 1. S. 63—67.
- Hoppe P. E.** *Pythium* species still viable after 12 years in air-dried muck soil // Phytopathology. 1966. Vol. 56, N 5. P. 1411.
- Hubálek Z.** The distribution patterns of fungi in free-living birds // Acta Sci. nat. Brno. 1974a. Vol. 8, N 9. P. 1—51.
- Hubálek Z.** Fungi associated with free-living birds in Czechoslovakia and Yugoslavia // Acta Sci. nat. Brno. 1974b. Vol. 8, N 3. P. 1—62.
- Hutchins D. R., Johnston K. G.** Phycomycosis in the horse // Austr. Vet. J. 1972. Vol. 48. P. 269—278.
- Ito T.** Some aquatic species of Phycomycetes found in Kyoto // J. Bot. Japan. 1944. Vol. 20. P. 51—60.
- Johnson L. F.** Control of root rot of corn under greenhouse conditions by microorganisms antagonistic to *Pythium arrhenomanes* // Phytopathology. 1952. Vol. 42, N 2. P. 468.
- Johnson L. F., Wheeler H. E.** The effect of actinomycetes antibiotic to *Pythium arrhenomanes* in plate cultures on root rot of sugarcane and corn // Phytopathology. 1952. Vol. 42, N 1. P. 284.
- Johnson T. W.** Aquatic fungi of Iceland: *Pythium* // Mycologia. 1971. Vol. 63, N 3. P. 517—536.
- Johnson T. W., Sparrow F. K.** Fungi in oceans and estuaries. Weinheim. 1961. P. 360—361.
- Jong S. C., Ho H. H., McManus C., Krichevsky M. I.** Computer coding of strain features of the genus *Pythium* // Mycotaxon. 1992. Vol. 44, N 2. P. 301—304.
- Kanouse B., Humphrey F.** A new species of the genus *Pythium* in subgenus *Aphragmium* // Pap. Michigan Acad. Sci. 1928. N 8. P. 129—140.
- Kaosuri T., Hendrix J. W.** Sterols in relation to ability of *Pythium sylvaticum* to survive in soil // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50, N 4. P. 891—896.

Kauraw L. P. Effect of different soil types, pH and phosphorus levels on the wheat seedling and the incidence of *Pythium graminicolum* // *Plant and Soil*. 1979. Vol. 53, N 4. P. 551—557.

Kawase Y., Ichitani T., Takahashi M. Ecology and taxonomic studies on *Pythium* as pathogenic soil fungi. IX. Effect of inorganic nitrogen on vertical distribution and pathogenicity of several soil-borne plant pathogens // *Bull. Univ. Osaka Prefect.* 1970. B 22. P. 95—102.

Kazama F. Y., Fuller M. S. Mineral nutrition of *Pythium marinum*, a marine facultative parasite // *Can. J. Bot.* 1973. Vol. 51, N 4. P. 693—699.

Kazama F. Y., Fuller M. S. Colonization of *Porphyra perforata* thallus discs by *Pythium marinum*, a marine facultative parasite // *Mycologia*. 1977. Vol. 69, N 2. P. 246—254.

Kerr A. The influence of soil moisture on infection of peas by *Pythium ultimum* // *Austr. J. Biol. Sci.* 1964. Vol. 17. P. 676—685.

Khulbe R. D., Bhargava K. S. Studies in parasitic water molds of Kumaun Himalayas: the host range of five species of *Olpidiopsis* // *Hydrobiologia*. 1981. Vol. 76, N 1—2. P. 45—47.

Klassen G. R., Buchko J. Subrepeat structure of the intergenic region in the ribosomal DNA of the oomycetous fungus *Pythium ultimum* // *Current Genetics*. 1990. Vol. 17, N 2. P. 125—127.

Klassen G. R., Kim W. K., Barr D. J. S., Désaulniers N. L. Presence of double-stranded RNA in isolates of *Pythium irregulare* // *Mycologia*. 1991. Vol. 83, N 5. P. 657—661.

Klemmer H. W., Lenney J. E. Lipids stimulating sexual reproduction and growth in pythiaceus fungi // *Phytopathology*. 1965. Vol. 55, N 2. P. 320—323.

Knaphus G., Buchholtz W. F. Vertical distribution of *Pythium graminicolum* in soil // *Iowa State Coll. J. Sci.* 1958. Vol. 33. P. 201—207.

Knox J. S., Paterson R. A. The occurrence and distribution of some aquatic Phycomycetes on Ross Island and the dry valleys of Victoria Land, Antarctica // *Mycologia*. 1973. Vol. 65, N 2. P. 373—387.

Kobayashi N., Akai S. Studies on the encystment of zoospores of *Pythium aphanidermatum*. I. Fine structure of zoospores // *Trans. Mycol. Soc. Jap.* 1974a. Vol. 15, N 4. P. 358—364.

Kobayashi N., Akai S. Studies on the encystment of zoospores of *Pythium aphanidermatum*. II. Fine structure of cystospores // *Trans. Mycol. Soc. Jap.* 1974b. Vol. 15, N 4. P. 365—369.

Kochman I. K., Evans G. Fungi associated with root rot of irrigated safflower in the Namoi Valley, New South Wales // *Austr. J. Exptl. Agric. and Animal Husbandry*. 1969. Vol. 41, N 9. P. 644—647.

Kouyeas H. Notes on species of *Pythium*. II // *Ann. Inst. phytopathol. Benaki (N.S.)*. 1964. Vol. 6, N 1. P. 117—128.

Kouyeas V., Kouyeas H. Notes on species of *Pythium* // *Ann. Inst. phytopathol. Benaki (N.S.)*. 1963. Vol. 5, N 3. P. 210.

Kratka J., Veselý D. Cellulolytic activity of some *Pythium* species // *Zbl. Bacteriol., Parasitenk., Infektionskrankh. und Hyg.* 1979. 2. Abt., Bd 134, N 5. S. 440—443.

Krywienczyk J., Dorworth C. E. Serological relationships of some fungi of the genus *Pythium* // *Can. J. Bot.* 1980. Vol. 58, N 12. P. 1412—1417.

Kumar M., Grover R. K. Effect of carbon sources on the growth of *Pythium aphanidermatum* // *Ind. Phytopathol.* 1967. Vol. 20, N 3. P. 189—195.

Laere A. J. van, Joosen H. M. Properties of phosphofructokinase 1 from *Pythium ultimum* and *Agaricus bisporus* and comparison with other fungal phosphofructokinases // *Experim. Mycol.* 1991. Vol. 15, N 3. P. 223—231.

Laing S. A. K., Deacon J. W. Video microscopical comparison of mycoparasitism by *Pythium oligandrum*, *P. nunn* and unnamed *Pythium* species // *Mycol. Res.* 1991. Vol. 95, N 4. P. 469—479.

Lenney J. F., Klemmer H. W. Factors controlling sexual reproduction and growth in *Pythium graminicola* // *Nature*. 1966. Vol. 209, N 5030. P. 1365—1366.

Lindstedt K. Synopsis der Saprolegnieen und Beobachtungen über einige Arten. Berlin, 1872. 69 S.

Liu S.-Y., Vaughan E. K. Control of *Pythium* infection in table beet seedlings by antagonistic microorganisms // *Phytopathology*. 1965. Vol. 55, N 6. P. 986—989.

Lodha B. C., Webster J. *Pythium acanthophoron*, a mycoparasite, rediscovered in India and Britain (UK) // *Mycol Res.* 1990. Vol. 94, N 7. P. 1006—1008.

Lohde G. Ueber einige neue parasitische Pilze // *Tagebl. Dt. Naturf. Aerzte Breslau*. 1874. N 47. S. 203.

Luijk A., van. Antagonism between various microorganisms and different species of the genus *Pythium*, parasitizing upon grasses and lucerne // *Meded. phytopathol. Lab. Willie Commelin Scholten*. 1938. N 14. P. 43—82.

Luke H. H., Connel T. D. Studies on antibiotic soil organisms. II. Bacteria and fungi antago-

nistic to *Pythium arrhenomanes* in sugarcane soils of Louisiana // *Phytopathology*. 1954. Vol. 44, N 7. P. 377—379.

Lumsden R. D., Ayers W. A., Dow R. L. Differential isolation of *Pythium* species from soil by means of selective media, temperature and pH // *Can. J. Microbiol.* 1975. Vol. 21. P. 606—612.

Luna L. V., Hine R. B. Factors influencing saprophytic growth of *Pythium aphanidermatum* in soil // *Phytopathology*. 1964. Vol. 54, N 8. P. 955—959.

Lunney C. Z., Bland C. E. Ultrastructural observations of mature and encysting zoospores of *Pythium proliferum* de Bary // *Protoplasma*. 1976. N 90. P. 119—137.

Ma G. Z., Yu Y. N. Disc page and the taxonomy of the genus *Pythium* // *Acta mycol. sin.* 1991. Vol. 10, N 3. P. 217—222.

Machaček J. A simple method of obtaining *Pythium* cultures free from bacteria // *Phytopathology*. 1934. Vol. 24, N 3. P. 301—304.

Marchant K. An ultrastructural study of sexual reproduction in *Pythium ultimum* // *New Phytologist*. 1968. Vol. 67, N 1. P. 167—171.

Martin F. N. Linear mitochondrial molecules and intraspecific mitochondrial genome stability in a species of *Pythium* // *Genome*. 1991. Vol. 34, N 1. P. 156—162.

Martin F. N. Electrophoretic karyotype polymorphisms in the genus *Pythium* // *Mycologia*. 1995. Vol. 87, N 3. P. 333—353.

Martin F. N., Kistler H. C. Species-specific banding patterns of restriction endonuclease-digested mitochondrial DNA from the genus *Pythium* // *Experim. Mycol.* 1990. N 14. P. 32—46.

Martin P. Studies on phytopathogenic toxins from *Pythium irregulare* Buisman // *Phytopathology*. 1964. Vol. 50, N 3. P. 235—249.

Matthews J., Hawke B. G., Pankhurst C. E. A DNA probe for identification of *Pythium irregulare* in soil // *Mycol. Res.* 1995. Vol. 99, N 5. P. 579—584.

Matthews V. D. Studies on the genus *Pythium* // Univ. N. Carol. Press. Chapel Hill. 1931. 136 p.

McCarter S. M., Littrell R. H. Factors influencing zoospore production by *Pythium aphanidermatum* and *Pythium myriotylum* // *Bull. Ga Acad. Sci.* 1973. Vol 31, N 4. P. 189—196.

McKeen W. E. Electron microscopy studies of a developing *Pythium* oogonium // *Can. J. Bot.* 1975. Vol. 53, N 20. P. 2354—2360.

McQuilken M. P., Whipps J. M., Cooke R. C. Effect of osmotic and matric potential on growth and oospore germination of the biocontrol agent *Pythium oligandrum* // *Mycol. Res.* 1992. Vol. 96, N 7. P. 588—591.

Mendoza L., Hernandez F., Ajello L. Life cycle of the human and animal oomycete pathogen *Pythium insidiosum* // *J. Clin. Microbiol.* 1993. N 31. P. 2967—2973.

Meredith C. H. A quick method of isolating certain phycomycetous fungi from soil // *Phytopathology*. 1940. Vol. 30, N 12. P. 1055—1056.

Middleton J. T. The taxonomy, host range and geographic distribution of the genus *Pythium* // *Mem. Torrey Bot. Club*. 1943. Vol. 20, N 1. P. 1—171.

Mircetich S. M., Kraft J. M. Efficiency of various selective media in determining *Pythium* population in soil // *Mycopathol. Mycol. appl.* 1973. Vol. 50, N. . P. 151—161.

Mitchell K., Sabar N. Hyphal cell wall structure of two species of *Pythium* // *Can. J. Microbiol.* 1966. Vol. 12, N 2. P. 471—473.

Mitra M. Fruit-rot diseases of cultivated Cucurbitaceae caused by *Pythium aphanidermatum* // *Proc. 14th Indian Sci. Congr., Lahore. Bot.* 1927. Vol. 5. P. 213—214.

Mitra M., Subramaniam L. S. Fruit-rot disease of cultivated Cucurbitaceae caused by *Pythium aphanidermatum* (Eds.) Fitz. // *Mem. Dept. Agr. India, Bot. ser.* 1928. Vol. 15, N 1. P. 79—84.

Montagne C. Editorial // *Grds. Chron.* 1845. N 38. P. 640.

Moreau F. Mastigomycetes a spores seules mobiles: Peronosporales, Leptomitales, Pythiales // *Les Champignons. II. Systematique*. Paris, 1953. P. 1094—1163.

Mulligan D. F. C., Jones E. E., Deacon J. W. Monitoring and manipulation of populations of *Pythium oligandrum*, *Pythium mycoparasiticum* and *Papulospora* species in soil // *Soil Biology and Biochemistry*. 1995. Vol. 27, N 10. P. 1333—1343.

Nelson E. B., Craft C. M. Comparative germination of culture-produced and plant-produced sporangia of *Pythium ultimum* in response to soluble seed exudates and exudate components // *Phytopathology*. 1989. Vol. 79, N 10. P. 1009—1013.

Newell S. Y. Autumn distribution of marine Pythiaceae across mangrove-saltmarsh boundary // *Can. J. Bot.* 1992. Vol. 70, N 9. P. 1912—1916.

Newell S. Y., Fell J. W. Near-ultraviolet light in incubation of marine leaf-litter samples // *Mycologia*. 1982. Vol. 74, N 3. P. 508—510.

- Novaes-Ledieu M., Jiménez-Martínez A.** The structure of cell walls of Phycomycetes // J. Gen. Microbiol. 1968. Vol. 54, N 3. P. 407—415.
- Papa K. W., Campbell W. A., Hendrix F. F.** Sexuality in *Pythium sylvaticum*: heterothallism // Mycologia. 1967. Vol. 59, N 7. P. 589—596
- Park D.** A cellulolytic pythiaceous fungus // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1975. Vol. 65, N 3. P. 249—257.
- Park D.** *Pythium fluminum* sp. nov. with one variety and *P. uladhium* sp. nov. from cellulose in freshwater habitats // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1977. Vol. 69, N 2. P. 225—231.
- Park D.** A method for isolating pigmented cellulolytic *Pythium* from soil // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1980. Vol. 75, N 3. P. 491—492.
- Park D., McKee W.** Cellulolytic *Pythium* as a component of the river mycoflora // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1978. Vol. 71, N 2. P. 251—259.
- Paul B.** Some species of *Pythium* isolated from cultivated soils in northern France // Cryptogamie Mycologie. 1994. Vol. 15, N 4. P. 263—271.
- Pethambaran C. K., Singh R. S.** Note on selective medium for isolation of *Pythium* // Pantnagar J. Res. 1978. Vol. 3, N 1. P. 134—136.
- Pieczarka D. I., Abawi G. S.** Influence of soil water potential and temperature on severity of *Pythium* root of beans // Phytopathology. 1978. Vol. 68, N 5. P. 766—777.
- Plaats-Niterink A. J., van der.** The occurrence of *Pythium* in the Netherlands. 1. Heterothallic species // Acta Bot. Neerl. 1968. Vol. 17, N 4. P. 320—329.
- Plaats-Niterink A. J., van der.** The occurrence of *Pythium* in the Netherlands. 3. *Pythium flevoense* sp. n. // Acta Bot. Neerl. 1972. Vol. 21. P. 633—639.
- Plaats-Niterink A. J., van der.** The occurrence of *Pythium* in the Netherlands. I. Heterothallic species // Acta Bot. Neerl. 1968. Vol. 17, N 4. P. 320—329.
- Plaats-Niterink A. J., van der.** Species of *Pythium* in the Netherlands // Neth. J. Plant. Patol. 1975. Vol. 81, N 1. P. 22—37.
- Plaats-Niterink A. J., van der.** Monograph of the genus *Pythium* // Stud. Mycol. 1981. N 21. 186 p.
- Plaats-Niterink A. J., van der, Samson R. A., Stalpers J. A., Weijman A.C.** Some oomycetes and zygomycetes with asexual echinulate reproductive structures / Persoonia. 1976. Vol. 9, N 1. P. 85—95.
- Pratt R. G., Green R. J.** The taxonomy and heterothallism of *Pythium sylvaticum* // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49, N 2. P. 273—279.
- Pratt R. G., Green R. J.** The sexuality and population structure of *Pythium sylvaticum* // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51, N 2. P. 429—436.
- Pratt R. G., Mitchell J. E.** Differential effects of cholesterol in mating thalli of *Pythium sylvaticum* and *Phytophthora capsici* // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51, N. 3. P. 595—599.
- Pringsheim N.** Beitrage zur Morphologie und Systematik der Algen. II. Die Saprolegnieen // Jb. Wiss. Bot. 1858. Bd 1. S. 284—306.
- Raheja R. K., Gupta B. K., Bhatia I. S.** Effect of different pH, nitrogen, carbon sources on the chemical composition of lipids of *Pythium irregulare* // Ind. J. Experim. Biol. 1977. N 15. P. 1094—1096.
- Rajan K. M., Sing R. S.** Effect of mechanical composition of soil on population of *Pythium aphanidermatum* in soil // Agric. Res. J. of Kerala (1973). 1974. Vol. 11, N 1. P. 78—80.
- Ramakrishna T. S.** *Pythium aphanidermatum* (Eds.) Fitzp. on *Opuntia dillenii* // Mem. Dept. Agr. India, Bot. ser. 1929. N 16. P. 191—201.
- Ramsbottom J.** Some notes on the history of the classification of the Phycomycetes // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1916. Vol. 5, N 3. P. 324—350.
- Rands R. D., Dopp E.** Variability in *Pythium arrhenomanes* in relation to rot of sugar cane and corn // J. Agr. Res. 1934. Vol. 49, N 2. P. 189—221.
- Rawla G. S., Sing A., Saini S. S.** Heavy metal and vitamin requirements of *Pythium aphanidermatum* // Ind. J. Mycol. and Plant Pathol. 1979. Vol. 9, N 1. P. 116—118.
- Ricci P., Messiaen C. M.** La dynamique des populations de *Pythium* dans les sols maraichers de Guadeloupe. II. Facteurs du potentiel infectieux // Ann. phytopathol. 1976. Vol. 8, N 3. P. 257—268.
- Roberson R. W., Luttrell E. S., Melvin S. F.** Mycoparasitism of teleiospores of *Ustilago bullata* by an oomycete // Can. J. Bot. 1990. Vol. 68, N 11. P. 2415—2421.
- Robertson G. I.** A paper disc technique for the recovery of *Pythium* spp. from soil or water // N. Z. J. Agric. Res. 1975. N 18. P. 409—416.
- Roze E., Cornu N.** Sur deux types génériques pour les familles des Saprolegniées et des Péronosporées // Ann. sci. nat., Bot. et biol. végét. 1869. Sér. 5. T. 11. P. 72—91.

Ruben D. M., Stanghellini M. E. Ultrastructure of oospore germination in *Pythium aphanidermatum* // Amer. J. Bot. 1978. Vol. 65, N 5. P. 491—501.

Ruben D. M., Frank Z. R., Chet J. Factors affecting behavior and developmental synchrony of germinating oospores of *Pythium aphanidermatum* // Phytopathology. 1980. Vol. 70, N 1. P. 54—59.

Sansome E. Meiosis in *Pythium debaryanum* Hesse and its significance in the life history of the Biflagellate // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1963. Vol. 46, N 1. P. 63—66.

Sati S. C., Khulbe R. D. *Pythium gracile*, as parasite on fish gills // Ind. Phytopathol. 1983. Vol. 36, N 3. P. 587—588.

Săvulescu T., Săvulescu O. Peronosporaceele din Republica Populare Romina // Lucrarile Grădinii botanice din București. 1964 (1963). 146 p.

Schenk A. Algologische Mittheilungen. 5 // Verh. phys.-med. Ges. Würzburg. 1859. N 9. S. 12—31.

Schmitthenner A. F. Isolation of *Pythium* from soil particles // Phytopathology. 1962. Vol. 52, N 9. P. 1133—1138.

Schmitthenner A. F. Effect of light and calcium on germination of oospores of *Pythium aphanidermatum* // Phytopathology. 1972. Vol. 62, N 5. P. 788.

Schroeter J. Pythiaceae // Engler A., Prantl K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 1897. Vol. 1, N 1. P. 104—105.

Schultz H. Arbeitsmethoden bei Kultur- und Infectionversuchen mit *Pythium*-Arten // Zbl. Bacteriol, Parasitinf. 1942. Bd 105, N 14—16. S. 248.

Sen B., Srivastava D. N. Factors affecting zoospore production in *Pythium aphanidermatum* (Eds.) Fitz. // Ind. Phytopathol. 1968. Vol. 21, N 2. P. 209—211.

Seshadri K., Payak M. M. Nuclear structure and behavior in the vegetative hyphae of *Pythium aphanidermatum* // Mycopathol. et Mycol. appl. 1970. Vol. 40, N 2. P. 145—153.

Seshadri K., Payak M. M., Mehta S. C. Light and electron microscope observations on zoospores of *Pythium aphanidermatum* // Ind. J. Experim. Biol. 1964. Vol. 2, N 4. P. 178—180.

Shanzad S., Coe R., Dick M. M. Biometry of oospores and oogonia of *Pythium* (Oomycetes): the independent taxonomic value of calculated ratios // Bot. J. Linnean Soc. 1992. Vol. 108, N 2. P. 143—165.

Shimizu T., Ichitani T. Rapid detection of *Pythium zingiberum* by vegetative hyphal body (VHB) on selective isolation medium // Ann. Phytopathol. Soc. Jap. 1982. Vol. 48, N 5. P. 691—694.

Shipton W. A. Physiology of growth and asexual reproduction of a *Pythium* causing equine phycomycosis // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1982. Vol. 79, N 2. P. 221—227.

Shipton W. A., Miller R. I., Lea I. R. Cell wall, zoospore and morphological characteristics of Australian isolates of a *Pythium* causing equine phycomycosis // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1982. Vol. 79, N 1. P. 15—23.

Sideris C. P. Taxonomic studies in the family Pythiaceae // Phytopathology. 1929. Vol. 19, N 11. P. 1142—1143.

Sideris C. P. The proper taxonomic classification of certain pythiaceous organisms // Science. 1930. N 1827—1839. P. 323—325.

Sideris C. P. Taxonomic studies in the family Pythiaceae. I. Nematosporangium // Mycologia. 1931. Vol. 23, N 2. P. 252—295.

Sideris C. P. Taxonomic studies in the family Pythiaceae. II. *Pythium* // Mycologia. 1932. Vol. 24, N 1. P. 24—61.

Sietsma J. H., Child J. J., Nesbitt L. R., Haskins R. H. Chemistry and ultrastructure of the hyphal walls of *Pythium acanthicum* // J. Gener. Microb. 1975. Vol. 86, N 1. P. 29—30.

Singh R. S., Pandey K. R. Stimulating *Pythium aphanidermatum* in soil amended with chitinous materials // Ind. J. Experim. Biol. 1965. Vol. 3, N 3. P. 146.

Singh R. S., Pandey K. R. Effect of green and mature plant residues and compost on population of *Pythium aphanidermatum* in soil // Ind. Phytopathol. 1966. Vpl. 19, N 4. P. 367—369.

Sleeth B. Agar medium and technique for isolation *Pythium* free of bacteria // Phytopathology. 1945. Vol. 35, N 12. P. 1030—1031.

Somashekar R. K., Ramaswamy S. N., Govindappa D. A. Studies on fungi of the electroplating wastes // Nova Hedwigia. 1982 (1983). Vol. 36, N 2—4. P. 725—731.

Sparrow F. K. Observations on *Pythium dictyosporum* // Mycologia. 1931. Vol. 23. P. 191—202.

Sparrow F. K. Observations on the parasitic ability of certain species of *Pythium* // Phytopathology. 1932. Vol. 22, N 2. P. 385—390.

Sparrow F. K. Aquatic Phycomycetes. Ann Arbor, 1960. 1187 p.

Srinivasan K. V. A technique for isolating pathogenic cultures of *Pythium* from the soil // *Curr. Sci.* **1958**. Vol. 27, N 5. P. 180.

Stanghellini M. E. Exogenous nutrient requirements for germination of *Pythium aphanidermatum* oospores // *Phytopathology*. **1972**. Vol. 62, N 1. P. 791.

Stanghellini M. E. Germination of *Pythium aphanidermatum* oospores in soil // *Phytopathology*. **1973**. Vol. 63, N 8. P. 1218.

Stanghellini M. E., Burr T. J. Effect of soil water potential on disease incidence and oospore germination of *Pythium aphanidermatum* // *Phytopathology*. **1973a**. Vol. 63, N 12. P. 1496—1498.

Stanghellini M. E., Burr T. J. Germination in vivo of *Pythium aphanidermatum* oospores and sporangia // *Phytopathology*. **1973b**. Vol. 63, N 12. P. 1493—1496.

Stanghellini M. E., Russel J. D. Germination in vitro of *Pythium aphanidermatum* oospores // *Phytopathology*. **1973**. Vol. 63, N 1. P. 133—137.

Stinson E. E., Kwoczak R., Kurantz M. J. Effect of cultural conditions on production of eicosapentaenoic acid by *Pythium irregulare* // *Ind. J. Microbiol.* **1991**. Vol. 8, N 3. P. 171—178.

Subramaniam L. S. A *Pythium* disease of ginger, tobacco and papaya // *Mem. Dept. Agr. Ind., Bot. ser.* **1919**. Vol. 10, N 4. 181—194.

Takenaka S., Kawasaki S. Characterization of alanine-rich, hydroxyproline-containing cell wall proteins and their application for identifying *Pythium* species // *Physiol. and Molecular Plant Pathol.* **1994**. Vol. 45, N 4. P. 249—261.

Thomas R. C. Composition of fungus hyphae. III. The Pythiaceae // *Ohio J. Sci.* **1942**. Vol. 42, N 2. P. 60—62.

Thornton M. L. Potential for long-range dispersal of aquatic phycomycetes by internal transport in birds // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* **1971**. Vol. 57, N 1. P. 49—59.

Toma N. N. Contribution a l'etude de la mycoflore aquatique du marais Dudu et d' une partie de la riviere Dimbovitza // *Rev. roum. Biol., Ser. Bot.* **1971**. N 16. S. 7—24.

Trow A. H. Observations on the biology and cytology of *Pythium ultimum* n. sp. // *Ann. Bot.* **1901**. Vol. 15, N 2. P. 269—313.

Trujillo E. E., Marcley M. Effect of soil temperature and moisture on survival of *Phytophthora parasitica* and *Pythium aphanidermatum* // *Phytopathology*. **1967**. Vol. 57, N 1. P. 9—11.

Tzean S. S., Estey R. H. Species of *Phytophthora* and *Pythium* as nematode-destroying fungi // *J. Nematol.* **1981**. Vol. 13, N 2. P. 160—163

Vaartaja O. Selectivity of fungicidal materials in agar cultures // *Phytopathology*. **1960**. Vol. 50, N 6. P. 870—873.

Vaartaja O. Environmental variation in antheridial characteristics used in separating *Pythium irregulare* and *P. polymorphum* // *Can. Dep. Forest. Bi-Monthly Progr. Rept.* **1966**. Vol. 22, N 2. P. 2—3.

Vaartaja O. Occurrence of falcate antheridia in *Pythium* species, particularly in *P. irregulare* and its synonym *P. polymorphum* // *Mycologia*. **1967**. Vol. 59, N 5. P. 870—877.

Vaartaja O. *Pythium* and *Mortierella* in soils of Ontario forest nurseries // *Can. J. Microbiol.* **1968**. Vol. 14. P. 265—269.

Vaartaja O., Agnihotri V. P. Germination of *Pythium* sporangia in nursery soils in Ontario // *Bi-monthly Res. Notes. Ottawa*. **1966**. Vol. 22, N 5. P. 6—9.

Vaartaja O., Agnihotri V. P. Interaction of nutrients and four antifungal antibiotics in their effects on *Pythium* species in vitro and in soil // *Plant and Soil*. **1969**. Vol. 30, N 1. P. 49.

Vaartaja O., Bumbieris M. Abundance of *Pythium* sp. in nursery soils in South Australia // *Austral. J. Biol. Sci.* **1964**. Vol. 17, N 2. P. 436—445.

Vanterpool T. C. Homothallism in *Pythium* // *Mycologia*. **1939**. Vol. 31, N 2. P. 124—127.

Vesely D. Parasitic relationships between *Pythium oligandrum* Drechsler and some other species of the Oomycetes class // *Zbl. Bakteriell., Parasitenk., Infektionskrankh. und Hyg.* **1978**. Abt. 2, Bd 133, N 4. S. 341—349.

Warcup I. H. The soil-plate method for isolation of fungi from soil // *Nature*. **1950**. N 116. P. 117.

Watanabe T. Fungi isolated from the underground parts of sugarcane in relation to the poor ratooning in Taiwan. 2. *Pythium* and *Pythiogeton* // *Trans. Mycol. Soc. Japan*. **1974**. Vol. 15. P. 343—357.

Watanabe T. Detection and quantitative estimations of *Pythium aphanidermatum* in soil with cucumber seeds as a baiting substrate // *Plant Dis. Rep.* **1984**. Vol. 68, N 8. P. 697—698.

Watanabe T., Hashimoto K., Sato M. *Pythium* species associated with strawberry roots in Japan, and their role in the strawberry stunt disease // *Phytopathology*. **1977**. Vol. 66, N 11. P. 1324—1332.

Waterhouse G. M. Key to *Pythium* Pringsh. // *Mycol. Pap.* **1967**. N 109. P. 1—15.

- Waterhouse G. M.** The genus *Pythium* Pringsh. Diagnoses and figures from the original papers // *Mycol. Pap.* **1969**. N 110. P. 1—90.
- White D. G.** The preparation and use of a fluorescent antibody reagent for the detection of *Pythium graminicola* // *Phytopathology*. **1976**. Vol. 66, N 4. P. 523—525.
- White J. G., Lyons N. F., Wakeham A. J., Mead A., Green J. R.** Serological profiling of the fungal genus *Pythium* // *Physiol. Molecul. Plant Pathol.* **1994**. N 44. P. 349—361.
- Win-Tin, Dick M. W.** Cytology of oomycetes. Evidence for meiosis and multiple chromosome associations in Saprolegniaceae and Pythiaceae, with an introduction to the cytotaxonomy of *Achlya* and *Pythium* // *Arch. Microbiol.* **1975**. Vol. 105, N 3. P. 283—293.
- Wolf F. A., Wolf F. F.** The fungi. New York. **1947**. P. 31.
- Yang Y. D. C., Mitchell J. E.** Cation effect on reproduction of *Pythium* species // *Phytopathology*. **1965**. Vol. 55, N 12. P. 1127—1131.
- Yu Y. N., Ma G. Z.** The genus *Pythium* in China // *Mycosystema*. **1989**. Vol. 2. 110 p.
- Yung C.-H.** The effect of pea root exudate on the germination of *Pythium aphanidermatum* zoospore cysts // *Can. J. Bot.* **1970**. Vol. 48, N 9. P. 1501—1511.
- Yung C.-H.** Oxygen uptake by motile and germinating zoospores of *Pythium aphanidermatum* // *Can. J. Bot.* **1974**. Vol. 52, N 3. P. 669—671.
- Zopf W.** Die Pilze in morphologischer, physiologischer, biologischer und systematischer Beziehung // *Schenk A. Handbuch der Botanik*. **1890**. N 4. S. 271—755.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ГРИБОВ*

- Achlya americana* Humphrey 22
Aphanomyces d By. 103
 — *laevis* d By. 64
Artotrogus Mont. 31
 — *hydnochorus* Mont. apud Berk. 52, 54
 — *intermedius* (d By.) Atkinson 54
Aspergillus Micheli ex Link 23
- Botryotrichum piluliferum* Sacc. et March. 64
- Cystosiphon* Roze et Cornu 31, 71
 — *pythioides* Roze et Cornu 71
- Fusarium* Link 10, 12
 — *culmorum* Sacc. 24
- Gaeumannomyces graminis* (Sacc.) Arx et Olivier 64
- Lagenidium* Schenk 7
- Mortierella isabellina* Oudem. 24
Myzocytyum Schenk 61
- Nematosporangium* (Fischer) Schroet. 7, 8, 31
 — *aphanidermatum* (Edson) Fitzp. 38
 — *aphanidermatum* (Edson) Jacz. 38
 — — var. *hawaiiense* Sideris 41
 — *arrhenomanes* (Drechs.) Sideris 41
- — var. *hawaiiense* Sideris 41
 — *butleri* (Subramaniam) Sideris 38
 — *dictyosporum* (Racib.) Jacz. 44
 — *dictyosporum* (Racib.) Schroet. 44
 — *epiphanosporon* Sideris 41
 — *gracile* (Schenk) Jacz. 48
 — *gracile* (Schenk) Schroet. 48
 — *hyphalosticton* Sideris 41
 — *indigoferae* (Butler) Sideris 92
 — *leiohyphon* Sideris 41
 — *leucosticton* Sideris 41
 — *monospermum* (Pringsh.) Jacz. 61
 — *monospermum* (Pringsh.) Schroet. 61
 — *perniciosum* (Serbinow) Jacz. 68
 — *polyandron* Sideris 41, 96
 — *rhizophthoron* Sideris 41
 — *spaniogamon* Sideris 41
 — *tenuis* (Gobi) Jacz. 77
 — *thysanohyphalon* Sideris 41
- Penicillium* Link 23
Phialophora sp. 11
 — *radicicola* Cain 21, 64
Phytophthora d By. 8, 106
 — *fagopyri* Takimoto 52
 — *undulata* (H. E. Petersen) Dick 106
Pythiogeton Minden 59
 — *autossytum* Drechs. 24
Pythiomorpha undulata (H. E. Petersen) Apinis 106
Pythium Pringsh. 7—14, 16, 20—31, 40, 48, 54, 73, 91, 100, 105
 — *acanthicum* Drechs. 24, 28, 32, 34, 35, 57, 64, 98
 — *acanthophoron* Sideris 25, 28, 83
 — *acrogynum* Yu 83

* Курсивом выделены синонимы; цифры, выделенные жирным шрифтом, означают страницы, на которых приведено основное описание, курсивом — страницы, где помещен рисунок.

- Pythium actinosphaerii* Brandt 107
 — *adhaerens* Sparrow 21, 38, **84**, 87, 90
 — *afertile* Kanouse et Humphrey 21, 24, 28, **34**, 35, 36
 — *akanense* Tokunaga 61
 — *allantoclodon* Sideris 82
 — *amasculinum* Yu 64, 66, **84**, 98
 — *anandrum* Drechs. 17, 28, 32, **36**, 37, 54, 57, 59, 102
 — *anguillulae-aceti* Sadebeck 82
 — *angustatum* Sparrow 21, 27, 28, 33, 37, **38**, 87
 — *aphanidermatum* (Edson) Fitzp. 11, 13, 17, 19, 20, 23—25, 27—29, 33, **38**, 39, 40, 89, 93, 105
 — *apleroticum* Tokunaga 21, **84**, 87, 89
 — *aquatile* Höhnk 21, 22, 28, 33, 39, **41**, 85, 87
 — *araiosporum* Sideris 44
 — *aristosporum* Vanterpool 20, 43, 50, **85**, 97, 102, 105
 — *arrhenomanes* Drechs. 13, 25, 27—29, 33, **41**, 42, 43, 50, 93, 97
 — — var. *canadense* Vanterpool et Truscott 41
 — — var. *philippinense* Rohldan 41
 — *artotrogus* (Mont.) d By. 52, 54
 — — var. *macracanthum* Sideris 52, 73
 — *ascophallon* Sideris 82
 — *australe* Shahzad 107
 — *autumnale* Sadebeck 107
 — *betae* Takahashi 55, 73, 75, **85**
 — *boreale* R.-J. Duan **85**
 — *buismaniae* Plaats-Niterink **86**
 — *butleri* Subramaniam 16, 17, 29, 38, 40
 — *cactacearum* Preti 107
 — *capillosum* B. Paul **86**
 — — var. *helicoides* B. Paul 86, 88
 — *carolinianum* Matthews 20, 22, **86**
 — *catenulatum* Matthews 20, 28, 33, 42, **43**
 — *chamaehyphon* Sideris **86**, 92
 — *characearum* de Wildeman 107
 — *chlorococci* Lohde 107
 — *chondricola* de Cock 21, **87**
 — *circumdans* Lohde 107
 — *coloratum* Vaartaja 9, 19, 20, 22, 29, **87**
 — *complectens* Braun 82
 — *complens* Fischer 21, 61
 — *conidiophorum* Jokl 107
 — *connatum* Yu **86**, **87**
 — *cryptogynum* B. Paul **88**
 — *cucumerinum* D. Bakhiriev 107
 — *cucurbitacearum* Takimoto 107
 — *cylindrosporum* B. Paul **88**, 99
 — *cystosiphon* Lindstedt 71, 73
 — *dactyliferum* Drechs. apud Rands 55
 — *daphnidarum* H. E. Petersen 107
 — *debaryanum* Hesse 12, 14, 19, 22, 24, **83**
 — — var. *pelargonii* Braun 75
 — — var. *viticola* Jain 77, 107
 — *debaryanum* sensu d By. 78
 — *debaryi* (Walz) Racib. 108
 — *deliense* Meurs 27—29, **88**, 93, 105
 — *destruens* W. A. Shipton 25, **89**
 — *diacarpum* Butler 17, 21, 89
 — *diameson* Sideris 73
 — *dichotomum* Dangeard 108
 — *diclinum* Tokunaga 28, 38, 85, 87, **89**, 90
 — *dictyosporum* Racib. 21, 33, **44**, 45
 — *dimorphum* Hendrix et Campbell **89**
 — *dissimile* Vaartaja 20, 22, 25, 27, 29, **90**
 — *dissotocum* Drechs. 9, 14, 19, 21—24, 26—29, 33, **44**, 45, 83, 85
 — *drechsleri* B. Paul 108
 — *drechsleri* Rajagopalan et K. Ramakrishnan 108
 — *echinocarpum* S. Ito et Tokunaga 52, 57, 108
 — *echinulatum* Matthews 19, 21, 23, 27—29, 32, 36, **46**, 47, 54, 57, 62
 — *elongatum* Matthews 21, 28, 34, **46**, 47
 — *entophyton* Pringsh. 7, 107
 — *entophytum* sensu Schenk 77
 — *epiginum* Höhnk 71
 — *equiseti* Sadebeck 55, 108
 — *erinaceus* G. Robertson **90**
 — *euthyhyphon* Sideris 82
 — *fabae* Chenay 55
 — *fecundum* Wahrlich 61, 108
 — *ferax* d By. 108
 — *fimbriatum* De-la-Rue 108
 — *flevoense* Plaats-Niterink 20, **90**
 — *fluminum* Park 10, 22, **91**, 105
 — — var. *flavum* Park 20, **91**
 — — var. *fluminum* 20, **91**
 — *folliculosum* B. Paul **90**
 — *fragariae* Takahashi et Kawase 108
 — *gibbosum* de Wildeman 108
 — *globosum* Schenk 108
 — *globosum* sensu Walz 108
 — *gracile* Schenk 21, 22, 25, 27, 33, **48**, 49
 — *gracile* Schenk sensu d By. 61
 — *gracile* sensu Middleton 89

- Pythium graminicola* Subramaniam 14, 23, 28, 29, 33, 43, **48**, 49, 50, 93, 97
 — — var. *stagni* Höhnk 48
 — *grandisporangium* Fell et Master 9, 21, **91**
 — *haplomitrii* Lilienfeld 78
 — *helicandrum* Drechs. 28, 32, **50**, 51
 — *helicoides* Drechs. 17, 20, 28, 33, 51, **52**, 64, 98, 101, 106
 — *helicum* T. Ito 107, 108
 — *hemmianum* Takahashi 88, **91**, 100
 — *heterothallicum* Campbell et Hendrix 20, 22, 54, 77, **92**, 104
 — *horinouchiense* Hirane 108
 — *hydno sporum* (Mont.) Schroet. 14, 25, 28, 34, **52**, 53, 54, 90
 — *hydrodictyorum* de Wildeman 108
 — *hypoandrum* Yu et Y. L. Wang **92**
 — *hypogynum* Middleton 28, 71, 73, 84, **92**
 — *imperfectum* Cornu 108
 — *imperfectum* Höhnk 108
 — *incertum* Renny ex W. G. Smith 108
 — *indicum* Balakrishnan 88
 — *indigoferae* Butler 28, 89, **93**
 — *inflatum* Matthews 22, 28, **93**
 — *insidiosum* de Cock, L. Mendoza, Padhye, Ajello et L. Kaufman 25, **93**
 — *intermedium* d By. 17, 20, 22, 28, 29, 33, 53, **54**, 62, 83, 104
 — *irregulare* Buisman 9, 11, 13, 14, 17, 19, 22—29, 32, **55**, 56, 68, 83, 85, 94
 — — var. *hawaiiense* Sideris 55
 — *iwayamai* S. Ito 20, **93**, 97
 — *jirovecii* Cejp 25, **94**
 — *kunmingense* Yu 55, **94**
 — *laterale* Pringsh. 108
 — *lobatum* Rajagopalan et K. Ramakrishnan 108
 — *lucens* Ali-Shtayeh **94**
 — *lutarium* Ali-Shtayeh **94**
 — *macrosporum* Vaartaja et Plaats-Niterink 20, **95**
 — *mamillatum* Meurs 9, 13, 14, 17, 20, 23, 24, 27, 28, 32, 34, 36, **55**, 56, 57
 — *marchantiae* Nicolas 108
 — *marinum* Sparrow 21, 62, 66, 85, **95**, 101
 — *maritimum* Höhnk 95
 — *marsipium* Drechs. 21, 22, 28, 33, **57**, 58, 59
 — *mastophorum* Drechs. 27, 28, 57, 69, **95**, 106
 — *megalacanthum* d By. 25, 28, 32, 36, 57, 58, **59**, 86, 102
 — — var. *callistephi* Tasugi et Siino 59
 — *megalacanthum* sensu Buisman 86
 — *micracanthum* d By. 52
 — *middletonii* Rajagopalan et K. Ramakrishnan 108
 — *middletonii* Sparrow 14, 17, 22, 28, 33, **59**, 60, 61, 97
 — *minor* Ali-Shtayeh 62, **96**
 — *monospermum* Pringsh. 7, 21, 25—28, 31, 33, 38, 60, **61**, 62, 66, 85, 101
 — *multisporum* Poitras 19, 22, 28, 33, **62**, 63
 — *muscae* Dangeard 108
 — *mycoparasiticum* Deacon, Laing et Berry **96**
 — *myriotylum* Drechs. 13, 16, 20, 24, 27—29, 50, 62, 64, **96**, 99, 102
 — *nagaii* S. Ito et Tokunaga 25, 28, 61, **97**
 — *nelumbii* Takahashi et Ouchi 108
 — *nematosporangium* (Racib.) Schroet. 108
 — *nicotianae* van Hall 108
 — *nunn* Lifshitz, Stanghellini et Baker **97**
 — *oedochilum* Drechs. 19, 28, 33, 52, **62**, 63, 98, 99, 101
 — *okanoganense* Lipps 61, **97**
 — *oligandrum* Drechs. 22—25, 28, 29, 32, 34, 54, 57, **64**, 65, 84, 98, 103
 — *opalinum* Shahzad 108
 — *ornamentatum* B. Paul **98**
 — *orthogonon* Ahrens **98**
 — *oryzae* S. Ito et Tokunaga 44
 — *ostracodes* Drechs. 27, 52, 64, **98**, 101
 — *pachycaule* Ali-Shtayeh 88, **98**
 — *paddicum* Hirane 69, 108
 — *palingenes* Drechs. 19, 20, 52, 64, **99**
 — *palmivorum* Butler 109
 — *papillatum* Matthews 32, 65, **66**
 — *parasiticum* Rajagopalan et K. Ramakrishnan 109
 — *paroecandrum* Drechs. 19, 22, 23, 28, 33, 46, 55, **66**, 67, 68, 71, 87, 92, 107
 — *parvum* Ali-Shtayeh **99**
 — *perigynosum* Sparrow 44
 — *periilum* Drechs. 28, **99**
 — *periplocum* Drechs. 24, 27, 28, 57, 64, **100**
 — — var. *coimbatorensense* Balakrishnan 100

- Pythium perniciosum* Serbinow 17, 20, 24, 28, 33, 43, 44, 46, 67, **68**, 85
 — *perplexum* Kouyeas et Theohari **100**
 — *piperinum* Dastur 82
 — *plerosporon* Sideris 73, 109
 — *pleroticum* T. Ito 19, 88, 92, 98, **100**, 103, 105
 — *plurisporium* Abod, Shew, Grand et Lucas **101**
 — *polyandrum* van Hall 96
 — *polycarpum* B. Paul **101**
 — *polycladon* Sideris 82
 — *polymastum* Drechs. 28, 32, 57, **68**, 70, 96
 — *polymorphon* Sideris 19, 29, 55
 — *polypapillatum* T. Ito 32, **69**, 70
 — *polysporum* Sorokin 83
 — *polytylum* Drechs. 14, 20, 52, 97, **101**
 — *porphyrae* Takahashi et Sasaki 21, **101**
 — *prolatum* Hendrix et Campbell 57, 59, **102**
 — *proliferum* d By. 14, 59, 61
 — *proliferum* Schenk 109
 — *pulchrum* Minden 19, 21, 25, 28, 32, 46, 62, **71**, 72, 73, 92, 94
 — *pyrilobum* Vaartaja 9, 19, 20, 25, 29, **102**
 — *pythioides* (Roze et Cornu) Ramsb. 20, 21, 33, 44, 68, **71**, 72, 73
 — *radiosum* B. Paul **102**
 — *ramificatum* B. Paul **102**
 — *reptans* d By. 48, 109
 — *rostratum* Butler 22, 26, 28, 29, 32, 68, **71**, **73**, 74, 86, 92, 94, 98, 105
 — *sadebeckianum* Wittmack 109
 — *salinum* Höhnk 21, 22, 28, **102**, 105
 — *salpingophorum* Drechs. 28, 68, 92, 97, 100, **103**
 — *scleroteichum* Drechs. 20, 28, **103**, 104
 — *sinense* Yu 64, 66, **103**
 — *spinosum* Sawada 14, 28, 29, 32, **73**, 74, 75, 85, 90
 — *splendens* Braun 17, 20, 22, 23, 27—29, 54, 77, **104**
 — — var. *hawaiianum* Sideris 104
 — *subtile* Wahrlich 83
 — *sulcatum* Pratt et Mitchell **104**
 — *sylvaticum* Campbell et Hendrix 9, 20, 22, 25, 26, 29, 33, 54, **75**, 76, 77, 83, 92, 104
 — *tardicrescens* Vanterpool 20, 25, 29, 102, **104**
 — *tenue* Gobi 21, 22, 33, 38, 46, 76, 77, 87
 — *teratosporon* Sideris 109
 — *thalassium* Atkins 109
 — *toruloides* B. Paul 62, 102, **105**
 — *torulosum* Coker et Patterson 14, 20, 22, 25, 26, 29, 33, 50, 77, 78, 79, 82, 90, 93, 99
 — *tracheiphylum* Matta 25, 98, 103, **105**
 — *tuberculum* (Vuill.) Lechtova-Trnka 109
 — *uladhum* Park 10, 22, 91, **105**
 — *ultimum* Trow 9, 12, 13, 17, 20, 22—25, 27—29, 32, 46, 55, 64, 68, **78**, 79, 80, 83, 86, 92, 107
 — — var. *sporangiiferum* Drechs. **80**
 — — var. *ultimum* **78**, 80, 102
 — *uncinulatum* Plaats-Niterink et Blok **106**
 — *undulatum* H. E. Petersen 20, 21, **106**
 — — var. *litorale* Höhnk 106
 — *utriforme* Cornu 57, 109
 — *vanterpoolii* V. Kouyeas et H. Kouyeas 26, 29, 33, 50, 78, **80**, 81, 90, 93
 — *vexans* d By. 17, 20, 23, 29, 32, 81, **82**, 87, 97, 100
 — — var. *minutum* G. S. Mer et R. D. Khulbe 82
 — *violae* Chesters et Hickman 29, 62, **106**
 — *vitis* Serbinov apud Jacz. 83
 — *volutum* Vanterpool et Truscott 11, 97, **107**
 — *zeae* K. B. Deshpande et K. S. Deshpande 109
 — *zingiberis* Takahashi 11, 107, 109

Rheosporangium Edson 8, 9, 31
 — *aphanidermatum* Edson 38
Rhizoctonia solani Kuehn 23

Sphaerosporangium Sparrow 7, 8, 31

Trichoderma Pers. 23

Ustilago bullata Berk. 82

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Сокращения географических названий, принятых при указании распространения видов	6
Список сокращений фамилий авторов, указанных при таксонах	6
 Общая часть	 7
Исторические сведения по систематике рода <i>Pythium</i>	7
Способы обнаружения, выделения и культивирования	9
Особенности строения питиевых грибов	16
Экология	20
Географическое распространение	26
Дифференциация и идентификация видов рода <i>Pythium</i>	26
 Систематическая часть	 31
Род <i>Pythium</i> Pringsh.	31
Таблица для определения видов, обнаруженных на территории России	31
Диагнозы видов, обнаруженных на территории России	34
Диагнозы видов, не найденных на территории России	83
Виды сомнительные и исключенные из рода	107
Литература	110
Указатель латинских названий грибов	122

Научное издание

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ГРИБОВ РОССИИ

Класс ООМИЦЕТЫ

Вып. 2

Кира Анатольевна Пыстина

Род *Rythium* Pringsh.

Утверждено к печати

*Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова
Российской академии наук*

**Редактор издательства Е. И. Васьковская
Технический редактор О. В. Иванова
Корректоры О. М. Бобылева и Г. А. Лебедева
Компьютерная верстка Т. Н. Поповой**

**Лицензия № 020297 от 23 июня 1997 г. Сдано в набор 11.03.97. Подписано к печати 25.05.98.
Формат 60×90 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура таймс. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 8. Уч.-изд. л. 9.8. Тираж 500 экз. Тип. зак. № 3639. С 102**

**Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская лин., 1**

**Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 лин., 12**